

Zentralnervale Mechanismen von Bewegung und Training: Lokalisation, Modulation und Implikationen

Von der Sportwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Leipzig

genehmigte

HABILITATIONSSCHRIFT

zur Erlangung des akademischen Grades

**Doctor philosophiae habilitatus
(Dr. phil. habil.)**

vorgelegt

von

Dr. phil. Marco Taubert

geboren am 30. März 1984 in Zwenkau

Tag der Verleihung: 18.07.2017

Gutachter:

Herr Professor PhD Patrick Ragert (Universität Leipzig)

Frau Professorin Dr. Claudia Voelcker-Rehage (Universität Chemnitz)

Herr Professor Dr. Wolfgang Taube (Universität Fribourg)

Zusammenfassung

In den letzten Jahren häufen sich Befunde zur positiven Wirkung von körperlicher Aktivität auf kognitive Leistungen und Lernprozesse. Bisher weitestgehend unverstanden sind jedoch die zugrunde liegenden Wirkmechanismen, die unzweifelhaft in der komplexen Struktur und Funktion des Gehirns verborgen liegen. Die Anpassungsfähigkeit der Gehirnstruktur und –funktion, auch als Neuroplastizität bezeichnet, bietet hierbei eine konzeptionelle Grundlage, um die kurz- und langfristigen Auswirkungen von Bewegung auf das Gehirn und deren Leistungen zu untersuchen. In der vorliegenden Habilitation wurde der Versuch unternommen, grundlegende Befunde zur trainingsinduzierten Neuroplastizität in einem translationalen Ansatz systematisch in die Sportpraxis zu überführen. Die Eckpfeiler dieses translationalen Ansatzes bilden die *Lokalisation* von trainingsinduzierter Neuroplastizität, die *Modulation* von Neuroplastizität und Lernen sowie deren *Implikationen* für die Praxis des Leistungssports. Unter Verwendung der Magnetresonanztomografie (MRT) wurden zunächst dynamische Anpassungen in der motorischen Hirnrinde durch das Erlernen einer komplexen Gleichgewichtsaufgabe (Stabilometer) lokalisiert. Weitere Analysen erbrachten, dass diese Anpassungen offensichtlich nicht durch die reine Nutzung der bewegungsausführenden Muskelgruppen zustande kamen, sondern vielmehr durch das Erlernen eines neuen Koordinationsmusters. Dies unterstreicht die außerordentlich dynamischen Eigenschaften des motorischen Systems und bietet Angriffspunkte für eine Steigerung des motorischen Lernens durch neuromodulatorisch wirksame Ausdauerprogramme. Eine empirische Untersuchung bestätigte diese Annahme und zeigt eine langfristige Verbesserung der Stabilometerleistung durch ein zweiwöchiges Ausdauertraining nach. Insbesondere erwiesen sich hochintensive im Vergleich zu moderaten Belastungen als vorteilhaft für die Leistungsentwicklung über eine 6-wöchige Lernphase. Diese Ergebnisse unterstützen damit indirekt die aktuell vielfach diskutierte Annahme von Laktat als Einflussfaktor auf die Neuroplastizität. Sollten sich diese intensitätsspezifischen Effekte in zukünftigen Studien bestätigen lassen, ergibt sich die Notwendigkeit einer optimierten Belastungssteuerung in den vielfältigen Anwendungsfeldern von Sport und Bewegung. Geringere Steigerungsraten fanden sich hingegen im Training der technisch-kompositorischen Sportarten (Wasserspringen und Turnen), was sich u.a. mit den methodischen Schwierigkeiten der Feldforschung begründen lässt. Es wurde zudem ein MRT-Analyseansatz entwickelt, der erstmals Besonderheiten in der Gehirnstruktur einzelner Athleten objektiviert. Diese Arbeiten sollen exemplarisch die integrative Funktion neurowissenschaftlicher Forschung im Spannungsfeld von Sportwissenschaft und –praxis andeuten.

Bibliografische Angaben zur Habilitation

Autor: Dr. phil. Marco Taubert

Titel: Zentralnervale Mechanismen von Bewegung und Training: Lokalisation, Modulation und Implikationen

Universität Leipzig

Sportwissenschaftliche Fakultät der Universität Leipzig

Kumulative Habilitationsschrift:

Exposé - 30 Seiten, 8 Abbildungen, 109 Literaturstellen

Wissenschaftliche Veröffentlichungen:

Taubert, M., Mehnert, J., Pleger, B. & Villringer (under review). Rapid and Specific Grey Matter Changes Induced by Balance Training.

Taubert, M., Villringer, A. & Lehmann, N. (2015). Endurance Exercise as an “Endogenous” Neuro-Enhancement Strategy to Facilitate Motor Learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 692. doi: 10.3389/fnhum.2015.00692.

Taubert, M., Wenzel, U., Draganski, B., Kiebel, S.J., Ragert, P., Krug, J. & Villringer, A. (2015). Investigating Neuroanatomical Features in Top Athletes at the Single Subject Level. *PLoS One*, 10, e0129508.

Wenzel, U., Taubert, M., Ragert, P., Krug, J. & Villringer, A. (2014). Functional and Structural Correlates of Motor Speed in the Cerebellar Anterior Lobe. *PLoS One*, 9, e96871.

Taubert, M. & Krug, J. (2015). Intensivierung motorischer Lernprozesse in den technisch-akrobatischen Sportarten durch neuromodulatorische Voraktivierungen: Labor- und Feldstudie. In Bundesinstitut für Sportwissenschaft (Hrsg.), *BISp-Jahrbuch Forschungsförderung 2013/14* (S. 87-94). Köln: Sportverlag Strauß.

Taubert, M., Villringer, A. & Ragert, P. (2012). Learning-related Gray and White Matter Changes in Humans: an Update. *Neuroscientist*, 4, 320-325.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Theoretische Ausgangsposition zu den Mechanismen von Bewegung und Training	2
3. Lokalisation: Zentralnervale Anpassungen beim motorischen Lernen	6
3.1 Zeitverlauf trainingsbedingter Anpassungen im Gehirn.....	6
3.2 Rasche Anpassungen im motorischen Kortex beim Neulernen einer komplexen Bewegung	9
4. Modulation: Effektivierungsstrategien zum motorischen Lernen	15
4.1 Körperliche Aktivität als „endogene“ Effektivierungsstrategie	16
4.2 Effekte von körperlicher Aktivität auf ein mehrwöchiges Lerntraining	19
5. Implikationen: Maßnahmen zum Transfer in die Sportpraxis	21
5.1 Lokalisation zentralnervaler Besonderheiten am einzelnen Athleten	23
5.2 Effektivierungsstrategien in den technisch-akrobatischen Sportarten.....	25
6. Zusammenfassende Betrachtung	27
7. Literatur	30
Anhang	34

1. Einleitung

“Mens sana in corpore sano” (“Ein gesunder Geist in einem gesunden Körper”) ist einer der bekanntesten Sätze der menschlichen Historie. Dieser Satz wurde in der Vergangenheit recht unterschiedlich interpretiert und instrumentalisiert, entstammt er doch der zehnten Satire des römischen Dichters Juvenal (um 60 – 127 n.Chr.). Juvenal wollte mit diesem Satz wohl eher die Gebetspraxis seiner römischen Mitbürger kritisieren, als einen ursächlichen Zusammenhang zwischen körperlicher Aktivität bzw. körperlicher Gesundheit und geistiger Leistungsfähigkeit propagieren. Bei aller Kritik an den unterschiedlichen Interpretationsvarianten dieses Satzes (Editorial, 1928 Cal West Med.) zeigt der derzeitige wissenschaftliche Kenntnisstand durchaus Zusammenhänge zwischen körperlicher Gesundheit (hervorgerufen durch körperliche Aktivität) und geistiger/kognitiver Leistungsfähigkeit (im weitesten Sinne: Prozesse der Informationsverarbeitung im Gehirn). Körperliche Bewegung steht hierbei in ständiger Wechselwirkung mit dem Gehirn. Einerseits werden Bewegungen von den sensomotorischen Zentren im Gehirn gesteuert und reguliert (motorische Kontrolle), andererseits lösen koordinative und konditionelle Belastungen vielfältige Anpassungsvorgänge im Gehirn aus (Voelcker-Rehage & Niemann, 2013). Letzteres steht im Fokus der vorliegenden Habilitationsarbeit und wird mit dem Begriff der *Neuroplastizität* umschrieben (Berlucchi & Buchtel, 2009). Trotz der umfangreichen wissenschaftlichen Ergebnisse, insbesondere unter Nutzung moderner Methoden der kognitiven Neurowissenschaften, ist jedoch noch wenig über die genauen Wirkmechanismen von Bewegung und Training bekannt. Hierbei sind insbesondere die biologischen Mechanismen der bewegungsinduzierten Neuroplastizität (Zatorre et al., 2012), die Bedeutung bewegungsinduzierter Neuroplastizität für die Veränderungen motorischer und kognitiver Leistungen (u.a. Voss et al., 2013) sowie die Dynamik neuroplastischer Veränderungen durch koordinative bzw. konditionelle Belastungen bislang unzureichend erforscht (Markham & Greenough, 2004).

Insbesondere die letzten beiden defizitären Themenbereiche haben die wissenschaftlichen Untersuchungen und Überlegungen der vorliegenden Arbeit angeregt. Die eigenen Studien werden unter den Stichwörtern *Lokalisation* (von neuroplastischen Veränderungen) und *Modulation* (des motorischen Lernens) in den folgenden Kapiteln dargestellt. Ein besseres Verständnis der Wechselwirkungen von Bewegung und Neurokognition ist von grundlegender Bedeutung für die unterschiedlichen Anwendungsgebiete von Bewegung und Training. Vor allem die potentiellen Auswirkungen auf die Prävention neurologischer

Erkrankungen sowie den Erhalt kognitiver und motorischer Funktionen im Alterungsprozess („gesundes Altern“) sind von besonderer Praxisrelevanz. Aber auch im Bereich des Leistungssports werden neue Impulse an der Schnittstelle von Sport- und Neurowissenschaft erwartet. Einerseits dienen neurobiologische Einsichten der Reflektion und Optimierung bestehender Trainingsmethoden, andererseits fördern sie die Entwicklung neuer Strategien zur Effektivierung von Training und Leistung. Seit Jahren wird im Leistungssport das Erreichen von zeitlichen Grenzen extensiver Trainingsformen festgestellt (u.a. Dauterive, 2000). Zunehmend finden sich Untersuchungen, die der Effektivierung motorischer Lernprozesse und Intensivierungsstrategien im Training hohe Bedeutung beimessen. So steht die Effektivierung von Techniktraining im Fokus verschiedener Studien zum Einsatz von Messplätzen mit entsprechenden Feedbackstrategien. Im Rahmen der Habilitation wurde der Versuch unternommen Aspekte der *Lokalisation* und *Modulation* in einem translationalen Ansatz von der Grundlagenforschung in die Praxis des Leistungssports zu übertragen. In Kapitel 5 (*Praktische Relevanz*) werden hierzu empirische Untersuchungen u.a. im Nachwuchsleistungssport vorgestellt.

2. Theoretische Ausgangsposition zu den Mechanismen von Bewegung und Training

In diesem Kapitel werden theoretische Ansätze zu den Mechanismen von Bewegung und Training seitens der Sportwissenschaft vorgestellt. Hierdurch soll zum einen eine Grundlage für die theoretische Einordnung der hier dargestellten Befunde ermöglicht und zum anderen Kenntnisse zu den Eigenschaften des sensomotorischen Systems im Gehirn vermittelt werden. In beiden Fällen wird aufgrund der begrenzt verfügbaren Seitenzahl kein Anspruch auf Vollständigkeit erhoben, sondern lediglich auf ein grundlegendes Verständnis der Thematik Wert gelegt. Der interessierte Leser sei auf aktuelle Übersichtsartikel und Monographien aus den jeweiligen Themenbereichen verwiesen (u.a. Kandel, Schwartz & Jessell, 2000; Dayan & Cohen, 2011; Meinel & Schnabel, 2007; Allen & Tsukahara, 1974; Mogenson et al., 1980).

Vor allem die hierarchischen, neurophysiologischen Modelle der Bewegungsorganisation (Bernstein, 1967; Allen & Tsukahara, 1974) aus dem vergangenen Jahrhundert haben die sport- und bewegungswissenschaftliche Theoriebildung sowie bewegungspädagogische Ansätze grundlegend beeinflusst (Schmidt, 1975; motorisches Regelkreismodell nach Meinel & Schnabel, 2007; Roth & Willimczik, 1999). Annahmen aus der einflussreichen Schema-Theorie von Schmidt (1975) basieren z.B auf der Idee hierarchisch organisierter Schleifen, wonach Bewegungen in generalisierten motorischen Programmen (GMP) zentral gesteuert

und über Feedback-Schleifen reguliert werden. Sensorische Rück-Informationen projizieren über Feedback-Schleifen an höhere Verarbeitungsebenen und ermöglichen einen Soll-Ist Vergleich mit den antizipierten sensorischen Konsequenzen einer Bewegung. Dieser Soll-Ist Vergleich fördert die Anpassung des fehlerhaften Programms zum Zwecke einer verbesserten Bewegungsausführung. Für weiterführende Informationen und Kritiken an der Schematheorie siehe Shea & Wulf (2005) und Sherwood & Lee (2003).

Die hierarchischen, neurophysiologischen Modelle der Bewegungsorganisation gründen auf empirischen Befunden am Tiermodell (Allen & Tsukahara, 1974) und legen nahe, dass Bewegungen durch die Kommunikation innerhalb und zwischen, räumlich im Gehirn voneinander getrennten, Systemen gesteuert werden. Hierbei kontrolliert das nächst höher gelegene System die untere Systemebene und erhält über Feedback-Schleifen eine Rückmeldung über Zustandsänderungen.

Abbildung 1 zeigt in vereinfachter Form den Aufbau des hierarchischen Modells nach Allen & Tsukahara (1974) und lokalisiert die verantwortlichen, biologischen Strukturen im Gehirn. Auf der untersten Ebene der Hierarchie (nicht dargestellt) befinden sich die ausführenden Instanzen mit den Motorneuronen, welche die Nervenimpulse an die Muskulatur weiterleiten („motorische Einheit“). Interneuronenpools im Spinalmark ermöglichen Reflexmechanismen und die Koordination stereotyper Bewegungen. Im Gegensatz dazu werden auf der nächsthöheren Ebene im Hirnstamm komplexe und begrenzt integrative Bewegungen koordiniert (nicht dargestellt). Tiere mit intaktem Hirnstamm aber resektierten Zerebralkortex sind z.B. zu komplexer lokomotorischer Aktivität in der Lage (Mogenson et al., 1980). Der Hirnstamm besitzt demnach eine wichtige Funktion für die posturale Kontrolle beim Stehen und Gehen. Die höheren Zentren im Kleinhirn, in den Basalganglien und im Kortex bilden die höchste Systemebene. Die prämotorischen Areale im Assoziationskortex sowie im lateralen Kleinhirnkortex sind nach Allen & Tsukahara (1974) für die Bewegungsplanung zuständig. Auf Basis des Bewegungsplans werden die motorischen Kommandos, unter Mitwirkung der Basalganglien, des Thalamus und des Kleinhirns, im Motorkortex (M1) formuliert und über den Hirnstamm sowie das Spinalmark an die Peripherie gesendet. Der intermediäre Teil des Kleinhirns aktualisiert das Bewegungsprogramm unter Berücksichtigung somatosensorischer Informationen über die Position des Effektors sowie der Reaffarenzen aus der Peripherie.

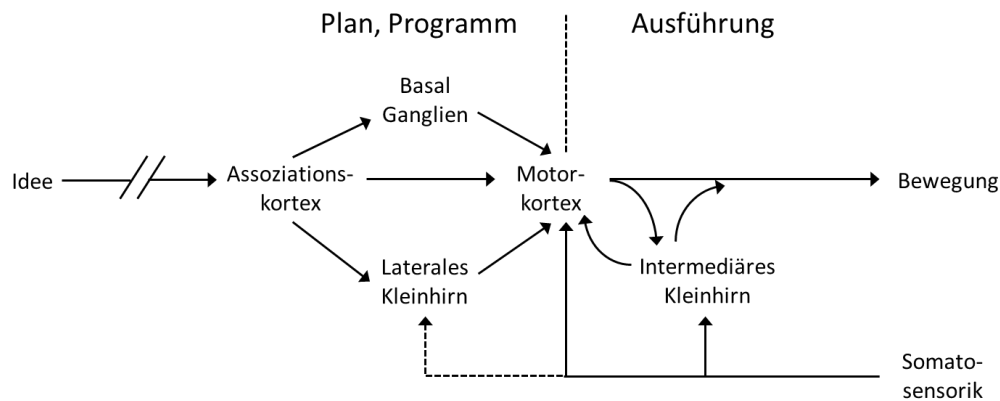


Abb. 1: Schematische Darstellung der Funktion und Verschaltung von Gehirnstrukturen für die motorische Kontrolle (modifiziert nach Allen & Tsukahara, 1974).

Motorisches Lernen führt diesbezüglich zu Anpassungen in der Feedforward- und Feedback-Kommunikation zwischen den einzelnen Systemebenen. Letzendlich bestimmt die Art des Bewegungsfehlers bzw. der einzuleitenden Bewegungskorrektur, welche Systemebenen neuroplastischen Anpassung (*Lokalisation*) unterliegen.

Hikosaka et al. (2002) legen hierzu ein integratives Modell zur Beanspruchung unterschiedlich lokalisierter Informationsverarbeitungswege im motorischen Lernprozess vor. Demnach sind beim Neulernen einer Bewegung vor allem die kortiko-striatalen Schleifen des Assoziationskortex (Erstellung des Bewegungsziels) von übergeordneter Bedeutung, wohingegen sich im fortschreitenden Übungsprozess die Rolle der kortiko-cerebellären Bahnen (Berechnung der motorischen Kommandos) steigert bzw. die Aktivität der Assoziationsschleife aufgrund der zunehmenden Automatisierung der Bewegung nachlässt. Die Annahmen von Hikosaka et al. (2002) beruhen, anders als die vorher genannten hierarchischen Modelle der Bewegungsorganisation, auf empirischen Befunden am Menschen mittels bildgebender Verfahren wie der Positronen-Emissions-Tomografie (PET) und der funktionellen Magnetresonanztomografie (fMRT).

Diese Bildgebungsmethoden ermöglichen die Detektion lokaler Stoffwechselveränderungen im Gehirn und erlauben eine bessere Untersuchung der aktivierten Gehirnareale zu verschiedenen Zeitpunkten des motorischen Lernens (Grafton et al., 1992; Karni et al., 1995; Honda et al., 1998). Hierbei wurden empirische Untersuchungen zum motorischen Lernen zumeist mit einfachen Fingerbewegungen durchgeführt (sequenzielles Fingertapping), was mit der begrenzten Bewegungsfreiheit im MRT/PET-Messgerät sowie deren Artefaktanfälligkeit gegenüber Bewegungen begründet werden kann. Die bisherigen MRT/PET Ergebnisse zum motorischen Lernen kennzeichnen somit lediglich Finger-, Hand- und z.T. Armbewegungen mit einer geringen Anzahl an zu kontrollierenden Freiheitsgraden

(McNamara et al., 2007). Während diese Beschränkung auf einfache Bewegungen für die neurowissenschaftliche und psychologische Theoriebildung meist von Vorteil ist (aufgrund der experimentellen Kontrolle potentieller Einflussfaktoren; u.a. Hikosaka et al., 2002), so sind für die sportwissenschaftliche Theoriebildung insbesondere die komplexen, intersegmentalen Bewegungen mit einer großen Anzahl an Freiheitsgraden von übergeordnetem Interesse (Wulf & Shea, 2002).

Ein besseres Verständnis der neuralen Vorgänge beim Erlernen komplexer Bewegungen wäre nicht nur für die Sportwissenschaft dienlich, sondern ermöglicht auch den Neurowissenschaften die dringend erforderliche Translation grundlagenorientierter Laborbefunde in anwendungsorientierte Settings („Applied Cognitive Neuroscience“, Yarrow et al., 2009; Walsh, 2014). Dieses Forschungsdefizit bildet den Ansatzpunkt der Untersuchungen und Überlegungen der vorliegenden Arbeit. Es sollen unter Nutzung des Prinzips der Neuroplastizität Gehirnsysteme lokalisiert werden, die sich im Lernverlauf verändern und somit einen Einblick in die neurokognitive Architektur von Bewegungen ermöglichen. Es ist hierbei zu nennen, dass die hier verwendeten Verfahren der strukturellen MRT im Gegensatz z.B. zur fMRT oder transkraniellen Magnetstimulation (TMS) keine direkten Einsichten in motorische Kontrollprozesse ermöglichen, da hierbei längerfristige Zustandsänderungen erfasst werden können und keine Aktivitäten *während* der Ausführung komplexer Bewegungen (Taube, 2006). Jedoch ist motorisches Lernen immer mit einer Veränderung der motorischen Kontrolle verknüpft (Müller, 2006), welches implizit eine Anpassung der, für die motorische Kontrolle wichtigen, Systemebenen voraussetzt. Des Weiteren fokussieren sich die hier dargestellten Arbeiten auf die Lokalisation regional spezifischer, neuroplastischer Veränderungen und weniger auf Veränderungen der Kommunikation zwischen Gehirngebieten. Eine genauere Betrachtung zentralnervaler Konnektivitäten ist u.a. mit TMS, fMRT sowie diffusionsgewichteter Bildgebung möglich und soll aus Gründen des begrenzten Umfangs der vorliegenden Habilitation nicht mit eingeschlossen werden.

3. Lokalisation: Zentralnervale Anpassungen beim motorischen Lernen

3.1 Zeitverlauf trainingsbedingter Anpassungen im Gehirn

Das Erlernen und Optimieren sportmotorischer Fertigkeiten erfordert einen langfristigen und kontinuierlichen Übungsprozess. In der Literatur finden sich Hinweise, dass Spitzenleistungen lediglich nach einem langjährigen Trainingsprozess möglich sind (Ericsson

et al., 1993). Lässt man die individuellen genetischen Voraussetzungen bewusst außer Acht, so gehen einige Autoren davon aus, dass Spitzenleistungen eine Funktion der geleisteten Übungsstunden sind (Ericsson et al., 1993).

In den technisch-kompositorischen Sportarten wie dem Gerätturnen ist der Wettkampferfolg abhängig von der Schwierigkeit und akkuraten Ausführung der Bewegungselemente. Die Bewegungselemente werden, so kann man annehmen, vom Zentralnervensystem gesteuert und reguliert. So zeigen sich z.B. bei chinesischen Spitzenturnern im Vergleich zu Nicht-Sportlern strukturelle Unterschiede in den Nervenfaservertrakten des Gehirns, die zudem mit den Übungsjahren im Zusammenhang stehen (Wang et al., 2013). Dies legt die Vermutung nahe, dass ein langjähriges sportliches Training Spuren im Gehirn hinterlässt. Für Trainer und Trainerinnen wäre es zweifelsohne eine enorme Bereicherung, wenn sie Einblicke in die internen Prozesse ihrer Sportler bekämen. Denn nicht nur die Bewegungsaktivität an sich wird vom Gehirn gesteuert, sondern auch deren kognitive Komponenten (Konzentration, Fokussierung, Angstzustände usw.), die in der Literatur als strategisch-taktische bzw. persönlichkeitsbezogene Leistungsfaktoren zusammengefasst werden (Schnabel et al., 2008).

Die Magnetresonanztomografie (MRT) ermöglicht Einsichten in die interne Struktur und Funktion des Gehirns eines lebenden Menschen. MRT-Messungen sind zudem nicht-invasiv und erfolgen ohne die Gabe eines speziellen Kontrastmittels, wie das z.B. bei der Positronen-Emissions-Tomografie der Fall ist. Diese messmethodischen Vorteile machen die MRT zu einem geeigneten Instrument für mehrmalige Messungen am selben Probanden im Laufe eines längerfristigen Übungsprozesses (Draganski et al., 2008). MRT-Verfahren lassen sich grob in zwei Kategorien unterteilen: Mithilfe der funktionellen MRT (fMRT) können Aktivierungszustände und deren Veränderungen im Gehirn während der Aufgabenausführung sichtbar gemacht werden. Dieses Verfahren ist an die jeweilige Aufgabenausführung innerhalb des MRT-Geräts gekoppelt. Im Unterschied dazu erfassen die Verfahren der strukturellen MRT (sMRT) den Aufbau und die Veränderung der Gehirnstruktur mittels hochaufgelöster Bilder. Im Gegensatz zur fMRT ist mit sMRT die Erfassung der Hirnstruktur im Lernverlauf nicht an die Aufgabenausführung im MRT-Gerät gebunden. Die sMRT Messungen erfolgen im Ruhezustand vor und nach einer entsprechenden Intervention. Dadurch werden anhaltende Gehirnveränderungen (Neuroplastizität) durch eine Trainingsintervention erfasst. Erste Studien mit einem Messwiederholungsdesign konnten strukturelle Veränderungen in der Dichte der grauen Hirnsubstanz durch ein 3-monatiges Jongliertraining nachweisen (Draganski et al., 2004). Nach einer anschließenden 3-monatigen Trainingspause zeigten sich rückläufige Veränderungen mit einer Annäherung an das

Ausgangsniveau. Dieser Studienansatz erlaubt somit die nicht-invasive Lokalisation neuroplastischer Veränderungen durch komplexe Bewegungsaktivitäten am lebenden Objekt. Der initiale Befunde von Draganski et al. (2004) löste eine regelrechte Welle an Interventionsstudien mit struktureller MRT aus, bei denen motorische, perzeptuelle, kognitive sowie ausdauerorientierte Trainingsinterventionen zum Einsatz kamen (für einen Überblick zu lernbedingten Veränderungen in der grauen und weißen Substanz siehe Taubert et al., 2012). In Zusammenführung dessen lassen diese Studien die folgenden, für die hier vorliegende Habilitation relevanten, Schlüsse zu: 1. Trainingsbedingte Veränderungen in der Dichte und Mikrostruktur der grauen Substanz lassen sich nach mehreren Trainingswochen und -monaten sowie bereits nach wenigen Trainingsminuten nachweisen (vgl. Sagi et al., 2012, Erickson et al., 2011). 2. Diese kurz- und langfristigen Gehirnveränderungen werden maßgeblich von der Art des auslösenden Trainingsreizes sowie dem spezifischen sMRT-Messparameter bestimmt (vgl. Scholz et al., 2009).

Unter der Annahme eines nicht-linearen Zeitverlaufs der lernbedingten Neuroplastizität, welcher sich aus tierexperimentellen Studien ableiten lässt (zusammenfassend beschrieben in Taubert et al., 2012), wurden erstmals Befunde zur Progression und räumlichen Verteilung neuroplastischer Veränderungen innerhalb eines mehrwöchigen Trainingsprozesses einer komplexen Bewegungsaufgabe von Taubert et al. (2010, 2011) vorgelegt. Die Befunde zeigen, dass sich Strukturveränderungen im Trainingsverlauf sowohl stetig (linear) entwickeln, als auch nicht-lineare (transiente) Zeitverläufe aufweisen. Die transiente Progression scheint dabei unabhängig von den Leistungsverbesserungen in der zu lernenden Bewegungsaufgabe, welche in den genannten Studien einen typischen, negativ beschleunigten Verlauf einer Lernkurve folgten.

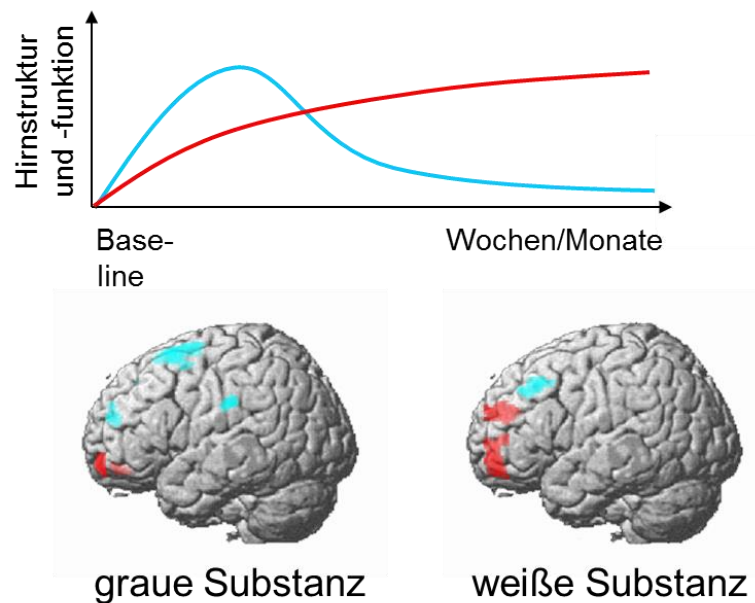


Abb. 2: Hypothetische Dynamik der strukturellen und funktionellen Hirnveränderungen über den mehrwöchigen Lernverlauf der Stabilometeraufgabe. Die Linienfarben des oberen Diagramms korrespondieren mit den Farben der Projektionen neuroplastischer Veränderungen auf der linken Hirnoberfläche in der unteren Grafik (cyan: transienter Zeitverlauf der Plastizität der grauen Substanz und der funktionellen Konnektivität in sekundär motorischen Arealen und im dorsalen Präfrontalkortex; rot: stetige Veränderung der grauen und weißen Substanz im anterior präfrontalen Kortex). Modifiziert nach Taubert et al. (2012).

In tierexperimentellen Studien (Quallo et al., 2009; Xu et al., 2009; Reed et al., 2011; Ma et al., 2011; Tennant et al., 2012) sowie humanen fMRT Studien (Dayan & Cohen, 2011) wurden ebenfalls transiente Zeitverläufe im Lernprozess nachgewiesen, sodass eine nicht-lineare Progression neuroplastischer Veränderungen von der systemischen bis zur zellulärer Ebene der Hirnorganisation angenommen werden kann. Wie bereits eingangs genannt, wirft dies auch die Frage nach den zellulären Korrelaten der MRT-basierten Parameterveränderungen auf. In Taubert et al. (2012) werden hierzu aktuelle Befunde von histologischen sowie kombiniert histologischen und MRT-basierten Studien diskutiert. Bisher sind jedoch keine zufriedenstellenden Ergebnisse zu dieser Thematik vorgelegt wurden, sodass biologische Interpretationen von MRT-Befunden am Menschen bisher lediglich auf Mutmaßungen beruhen (siehe dazu auch Thomas & Baker, 2012 sowie Zatorre et al., 2012). Eine eindeutige Interpretation von trainingsbedingten Veränderungen lässt sich aufgrund des nicht-invasiven Charakters der humanen MRT-Methodik in Zukunft nicht erwarten, auch wenn die Validierung einzelner MRT Parameterveränderungen durch kombinierte MRT-Histologie Studien mit genetischer Manipulation ausgewählter zellulärer Mechanismen verbesserte Interpretationsmöglichkeiten eröffnet und dies auch aktuell erforscht wird (siehe z.B. Scholz et al., 2015, Lerch et al., 2011). Bleibt man bei den Interpretationsmöglichkeiten humaner MRT-Studien, so bieten sich weitere Möglichkeiten, um den zellulären Korrelaten

MRT-basierter Parameterveränderungen näher zu kommen. Zum einen sind die technischen Weiterentwicklungen der MRT-Methodik zu nennen. Dies betrifft sowohl die Nutzung höherer Feldstärken im MRT (z.B. 7 anstatt 3 Tesla) für eine verbesserte räumliche Auflösung von Gehirnstrukturen (z.B. 0,7 mm vs. 1 mm isotrope Voxelgröße), als auch die Nutzung multipler quantitativer MRT-Messparameter, die anhand histologischer Studien validiert wurden („*in vivo histology*“, Weiskopf et al., 2015). Zum anderen erlaubt die genauere Untersuchung des Zeitverlaufs lernbedingter Strukturveränderungen einen Abgleich mit den am Tiermodell sehr gut beschriebenen Zeitverläufen zellulärer Anpassungen. Dadurch ließe sich das Feld potentieller, zellulärer Korrelate zumindest eingrenzen. Dies führte bereits zum Ausschluss der Neurogenese als mögliches Korrelat von MRT-Veränderungen, welche schon nach wenigen Trainingstagen zu sehen waren (Driemeyer et al., 2009). Das Konzept des nicht-linearen Zeitverlaufs trainingsbedingter MRT-Veränderungen (Taubert et al., 2012) wurde in der nachfolgend vorgestellten Untersuchung systematisch weiterentwickelt und auf die Analyse spezifisch kurzfristiger Veränderungen in der grauen Hirnsubstanz nach wenigen Trainingsminuten ausgeweitet. Die aktuelle Studie verwendete die Stabilometeraufgabe aus Taubert et al. (2010). Somit können die dargestellten Befunde komplementär zu den Vorbefunden (Taubert et al., 2010) für eine Weiterentwicklung des exemplarischen Phasenmodells herangezogen werden (Multiphasenmodell).

3.2 Rasche Anpassungen im motorischen Kortex beim Neulernen einer komplexen Bewegung

Entgegen der klassischen Lehrmeinung belegen neuere tier- und humanphysiologische Studien eine äußerst ausgeprägte Anpassungsfähigkeit der Hirnstruktur (Monfils et al., 2005; Sanes & Donoghue, 2000; Xu et al., 2009; Yang et al., 2009; Sagi et al., 2012; Hofstetter et al., 2013; Keller & Just, 2015). Dies zeigt sich u.a. in der zeitlichen Dynamik lernbedingter Strukturveränderungen, wobei zelluläre Anpassungsmechanismen auf der Ebene synaptischer Verschaltungen (Synaptogenese) bereits nach kurzer Zeit beobachtet werden konnten. Hierzu legen Xu et al. (2009) erstmals empirische Befunde zum motorischen Lernen vor und zeigen mithilfe der 2-Photon Mikroskopie die Bildung neuer synaptischer Verbindungen durch Vermehrung der Dornenfortsätze (dendritic spines) im motorischen Kortex nach einstündigem Üben einer neuartigen Greifbewegung. Je mehr neue Fortsätze gebildet wurden, desto besser konnten die Versuchstiere die Bewegungsaufgabe lösen. Die Autoren beobachteten zudem, dass die Neubildungsrate dieser Dornenfortsätze nach mehrtägigem Üben wieder auf das Ausgangsniveau zurückgeht und eine reflektorische Eliminierung

überflüssiger Dornenfortsätze einsetzt, welche die Gesamtdichte an Dornenfortsätzen im observierten Kortexbereich ebenfalls auf das Ausgangsniveau zurückfallen lässt. Diese zeitliche Dynamik legt die Vermutung nahe, dass rasch gebildete Dornenfortsätze funktionell bedeutsame synaptische Verbindungen im Motorkortex erstellen (Yang et al., 2009). Diese neuen Verbindungen ermöglichen eine Exploration vieler, neuer Aktivitätsmuster in der Frühphase des motorischen Lernens (Peters et al., 2014), bevor im weiteren Trainingsverlauf ein eng umschriebenes, jedoch strukturell robustes, Netzwerk (Fu et al., 2012) für die Stabilisierung kohärenter Aktivierungsmuster (Peters et al., 2014) zuständig ist. Somit könnte die, von vielen Autoren postulierte, motorische Gedächtnisspur zumindest in der frühen Lernphase in den strukturellen Netzwerkverbindungen des motorischen Kortex verortet sein. Diese Annahme wird durch Studien an genetisch manipulierten Tieren gestützt, bei denen die Fähigkeit zur Bildung neuer synaptischer Verbindungen im Motorkortex genetisch blockiert wurde (Hayashi-Takagi et al., 2015). Die manipulierten Versuchstiere wiesen spezifische Defizite im motorischen Lernverhalten einer Balancieraufgabe auf, die einen kausalen Schluss auf die Präsenz und Etablierung von Teilen einer motorischen Gedächtnisspur im Motorkortex zulassen. Diese eindrucksvollen Befunde ermöglichen grundlegende Einsichten in die Mechanismen des motorischen Gedächtnisses und sind deshalb von großer Bedeutung für die Bewegungswissenschaft.

In humanen Studien wurden bisher keinerlei Befunde für rasche Anpassungen im Motorkortex (M1) vorgelegt, obwohl sich trainingsbedingte Veränderungen im MRT bereits nach 45-minütiger Übungsdauer im menschlichen Hippokampus nachweisen lassen (Keller & Just, 2015). Das hierbei verwendete Trainingsparadigma (Autorenennen am PC) zielte auf eine Beanspruchung der räumlichen Orientierung, eine grundlegende Funktion des Hippokampus (Moser & Moser, 2003).

In der Studie von Taubert et al. (under review) wurden rasche, lernbedingte Anpassungen in der grauen Substanz von M1 nachgewiesen. Im ersten Experiment der Studie trainierten die Versuchspersonen über 45 Minuten in der Stabilometeraufgabe (15 Versuche über jeweils 30 Sekunden mit 2-minütiger Pause, siehe auch Taubert et al., 2010) oder nahmen über denselben Zeitraum auf einem Sessel Platz (passive Kontrollbedingung). Vor und unmittelbar nach der 45-minütigen Interventionsphase erfolgten MRT-Aufnahmen zum strukturellen Aufbau des gesamten Gehirns sowie zum zerebralen Blutfluss im Ruhezustand. Zur Bestimmung lernbedingter Anpassungen wurde die kortikale Dicke berechnet und in verschiedenen Effektorrepräsentationen von M1 ausgewertet. Die Analyse der kortikalen Dicke zeigte in vorhergehenden Studien eine erhöhte Sensitivität zur Detektion motor-

kortikaler Unterschiede gegenüber konventionellen Verfahren zur Messung der Dichte der grauen Substanz (Voxel-Basierten Morphometrie, VBM). Aus diesem Grund kam die kortikale Dicke (CT) als primärer Auswertparameter zum Einsatz und die Dichte der grauen Substanz wurde im Nachhinein zum Vergleich herangezogen. Hierbei konnte die erhöhte Sensitivität von CT gegenüber VBM bestätigt werden, wobei die VBM schwächere, aber räumlich konsistente Befunde zur CT lieferte.

Abbildung 3 zeigt die Verhaltens- und MRT-Ergebnisse des ersten Experiments. In Übereinstimmung mit vorhergehenden Studien (Taubert et al., 2010) wies die Trainingsgruppe eine Leistungssteigerung von durchschnittlich 4,5 auf 12,6 Sekunden in einem definierten Zielbereich von $\pm 3^\circ$ auf. Die CT wurde in drei unterschiedlichen Repräsentationsbereichen von M1 ausgewertet (Long et al., 2014). Die Zielregion befand sich in einem Bereich, der für die Ansteuerung der unteren Extremitäten und der Rumpfmuskulatur zuständig ist (Abb. 3A rot). Hier sind Veränderungen der CT durch die Trainingsintervention am wahrscheinlichsten, da die entscheidenden Projektionsgebiete für die motorische Kontrolle der Bewegungsaufgabe in diesem Bereich verortet sind. Die zwei Kontrollbereiche befanden sich im Handareal sowie der Repräsentation der Zunge und dienten zur Kontrolle unspezifischer CT Effekte. Im Gegensatz zur passiven Kontrollgruppe wies die Trainingsgruppe eine spezifische Steigerung der CT im Zielbereich im linken M1 auf (Abb. 3C). Zudem ist die CT-Veränderung im Zielbereich signifikant größer als in beiden Kontrollbereichen, in denen keine prä-post Veränderungen gefunden wurden. Etwas schwächer trat dieser Effekt in der rechten Hirnhemisphäre auf, was mit der Hemisphärenasymmetrie und der für Motorik dominanten linken Hemisphäre in Übereinstimmung steht (Serrien et al., 2006). In Abbildung 3D wurden die CT-Ergebnisse im gesamten Zerebralkortex dargestellt und auf Konsistenz mit den bereits beschriebenen regionenbasierten CT-Ergebnisse überprüft. Es zeigte sich auch hier eine übergeordnete Spezifik der neuroplastischen Veränderungen in M1. Somit konnten in dieser Studie erstmals rasche, trainingsbedingte Anpassungen in der grauen Substanz in M1 am Menschen nachgewiesen werden. Dieses Ergebnis verdeutlicht das enorme Plastizitätspotential des menschlichen Gehirns.

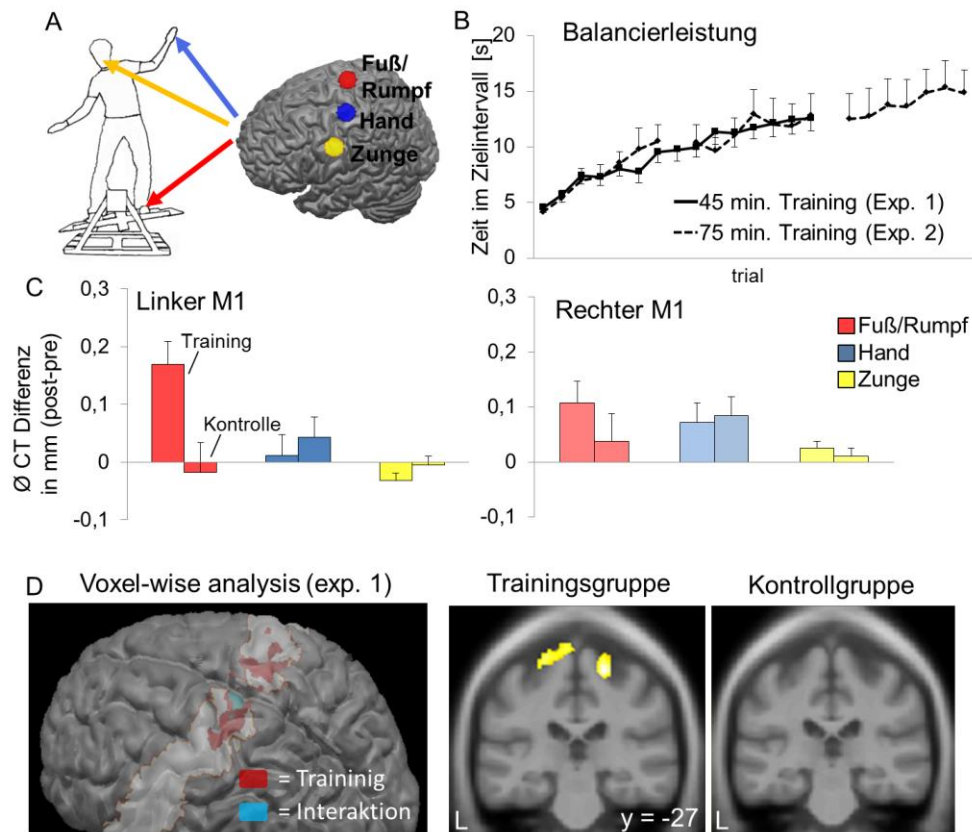


Abb. 3: Rasche Anpassungen in der grauen Substanz von M1. (A) Zielregionen für die Analyse motorischer Repräsentationen in M1. (B) Verhaltensdaten für die Experimente 1 und 2. (C) CT-Werte der regionen-basierten Analyse von allen Zielregionen im linken und rechten M1. (D) Kombinierte (Interaktion) und separate Ganzhirnanalysen der CT-Veränderungen für Trainings- und Kontrollgruppe.

Dieser Befund sollte im zweiten Experiment repliziert und mit einer Darstellung des Zeitverlaufs der CT-Veränderungen erweitert werden. Hierzu wurden MRT-Aufnahmen während einer Stabilometertrainingseinheit durchgeführt. Im Unterschied zum ersten Experiment erfolgte die MRT-Messung nun jedoch an 4 anstatt an 2 Messzeitpunkten. Die Trainingseinheit teilte sich in drei gleichlange Blöcke auf (je 7 Versuche auf dem Stabilometer). Vor und nach jedem Block wurden die Versuchspersonen im MRT untersucht (MRT 1: vor dem 1. Block, MRT 2: nach dem 1. Block, MRT 3: nach dem 2. Block, MRT 4: nach dem 3. Block). Dieses Vorgehen ermöglichte eine genauere Analyse des Zeitverlaufs der CT Veränderungen in M1.

Die Verhaltensergebnisse des zweiten Experiments stehen in Korrespondenz zum 1. Experiment und beschreiben eine stete Leistungssteigerung über die drei Trainingsblöcke (Abb. 3B).

Der CT-Anstieg in M1 konnte im 2. Experiment repliziert werden. Es zeigte sich eine stete Zunahme der CT über die drei Trainingsblöcke, wobei statistisch signifikante Veränderungen lediglich nach dem dritten Block zu sehen waren. Die fehlende Signifikanz nach dem 2. Block

(14 Versuche) lässt sich mit der geringeren Stichprobenzahl ($N = 11$) im Vergleich zum ersten Experiment ($N = 21$) begründen, so ist doch eine Tendenz anhand der Mittelwerte nach dem 2. Block bereits sichtbar (Taubert et al., under review). Auch in Experiment 2 zeigte sich tendenziell eine stärkere CT-Veränderung in der linken im Vergleich zur rechten Hirnhemisphäre. In einer weiteren Analyse wurden zudem Assoziationen zwischen den individuellen Verbesserungen in der Stabilometeraufgabe über die drei Blöcke und dem CT-Anstieg im linken M1 gefunden. In Erweiterung des ersten Experiments lässt sich somit eine Korrespondenz zwischen neuroplastischen Anpassungen in M1 und der Leistungsausprägung beim motorischen Lernen konstatieren.

Das dritte Experiment sollte Aufschluss darüber geben, ob die CT-Veränderungen in M1 tatsächlich durch das Erlernen eines neuen Koordinationsmusters zustande kommen oder lediglich eine Folge der repetitiven Beanspruchung von stabilometer-relevanten Repräsentationsgebieten in M1 darstellen. In der Literatur wird letzteres als nutzungsbedingte Neuroplastizität und ersteres als lernbedingte Neuroplastizität gekennzeichnet (Plautz et al., 2000). Hierzu belegen Tierversuche, dass eine Vergrößerung der motorischen Repräsentationen in M1 lediglich durch lernabhängige, motorische Erfahrungen jedoch nicht durch erhöhte Nutzung einer bestimmten Extremität stattfindet (Plautz et al., 2000). Diesbezüglich sollte Experiment 3 überprüfen, ob die repetitive Beanspruchung der für die Stabilometeraufgabe wichtigen Repräsentationsgebiete in M1 zu signifikanten CT-Erhöhungen führen.

Für diesen Zweck konnte eine aktive Kontrollbedingung entwickelt und im prä-post Design mittels MRT getestet werden. In dieser aktiven Kontrollbedingung führten die Versuchspersonen alternierende Kniehebebewegungen (Endpunkt $\sim 90^\circ$ Hüft- und Kniewinkel) in einer Frequenz von 1-2 Hz über etwa 30 Sekunden durch. Die Frequenz der Kniehebebewegungen richtete sich nach der Anzahl der Durchquerungen des $\pm 3^\circ$ -Toleranzintervall in der Stabilometeraufgabe (Berechnung erfolgte anhand der Verhaltensdaten aus Experiment 1). Über die Dauer von 30 Sekunden pro Durchgang hielten die Versuchspersonen beide Arme gestreckt und abgespreizt im Arm-Rumpfwinkel von 90° . Identisch zum Stabilometertraining absolvierten die Versuchspersonen 15 Durchgänge in dieser Bedingung. Zusätzlich fand im Rahmen des prä-MRT Scans eine zweite strukturelle Aufnahme statt, um die Test-Retest-Korrelation der Aufnahmen in diesem Experiment zu überprüfen.

In den Ergebnissen zum Experiment 3 wurden keine Hinweise auf eine CT-Veränderung in M1 durch die aktive Kontrollbedingung gefunden. Die Test-Retest-Reliabilität konnte als

hoch eingestuft werden ($r = 0,843$). Es kann geschlussfolgert werden, dass CT-Veränderungen in M1 nicht aus einer repetitiven Beanspruchung der Muskulatur hervorgehen, sondern eher durch das stabilometerbedingte Erlernen eines neuen Koordinationsmusters ausgelöst werden. Die strukturellen (MPRAGE) Aufnahmen in den Experimenten 1 und 2 ergänzte jeweils eine funktionelle Messungen des zerebralen Blutflusses im Ruhezustand. Dadurch konnten dynamischen Einflüsse einer trainingsinduzierten Blutflussänderung auf die CT-Veränderungen untersucht werden. Hierbei zeigte sich keine Änderung im zerebralen Blutfluss in M1 durch das Training. Zudem konnte kein Einfluss der individuellen Blutflussänderungen auf den trainingsinduzierten CT-Anstieg identifiziert werden.

Zusammenfassend kann aus den Ergebnissen der drei Experimente (Taubert et al., under review) auf eine rasche, regional spezifische und lernbedingte Änderung in der grauen Substanz in M1 geschlossen werden. Die für eine solche Veränderung verantwortlichen Mechanismen auf zellulärer Ebene lassen sich mit MRT am lebenden Menschen nicht identifizieren (Zatorre et al., 2012). Offen bleibt weiterhin, wie groß der Anteil einer möglichen Änderung in der Gewebe*zusammensetzung* im Vergleich zur tatsächlichen *Volumenzunahme* ist. Der Bildkontrast in der hier verwendeten strukturellen Aufnahme (MPRAGE) wird maßgeblich vom Myelingeht, aber zusätzlich auch vom Wassergehalt und partiell vom Eisengehalt im Gewebe bestimmt (Weiskopf et al., 2015). Eine Änderung dieser Gewebeeigenschaften könnte zur Varianz in den morphometrischen (CT) Werten in M1 beigetragen haben. In zukünftigen Studien sollte daher von quantitativen MRT-Sequenzen Gebrauch gemacht werden. Quantitative MRT-Verfahren sind sensitiv für diese Gewebeeigenschaften und würden so zu einem tieferen Verständnis der, in der Literatur üblich berichteten, Volumenzunahmen beitragen (Zatorre et al., 2012).

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie charakterisieren Eigenschaften der grauen Substanz in M1 (Dynamik und Lernbezug), die konform mit Ergebnissen am Tiermodell (Xu et al., 2009) sowie mit MRT-basierten Analysen des menschlichen Hippokampus sind (Sagi et al., 2012; Keller & Just, 2015).

4. Modulation: Effektivierungsstrategien zum motorischen Lernen

Die Lokalisation bewegungs- und trainingsinduzierter Anpassungsprozesse im Gehirn verfolgt grundlagen- und anwendungsorientierte Ziele. Ein grundlagenorientiertes Ziel wäre der Aufbau eines besseren Verständnisses von Neuroplastizität über die Lebensspanne. Eine anwendungsorientierte Zielstellung ist die Effektivierung motorischer Lern- und

Leistungsfähigkeiten. Die Effektivierung motorischer Lernprozesse ist von Bedeutung für verschiedene Anwendungsfelder des Sports wie z.B. die Prävention und Rehabilitation neurologischer und orthopädischer Erkrankungen, den schulischen Sportunterricht sowie den Leistungssport. Aus der psychologischen und motorikwissenschaftlichen Grundlagenliteratur ist bekannt, dass u.a. die Übungsverteilung (massiertes vs. verteiltes Üben), die Übungsreihenfolge (geblockte vs. zufällige Reihenfolge), der Aufmerksamkeitsfokus (externaler vs. internaler Fokus) sowie das Feedback (Frequenz und Art des Feedbacks) Einfluss auf die Güte des motorischen Lernens haben. In diesen Überlegungen wurden jedoch die eigentlichen Mechanismen des motorischen Lernens nicht mit einbezogen. Der hier vorgestellte, neue Ansatz zur Steigerung des motorischen Lernens bezieht diese Mechanismen ein. Das Gehirn steuert Bewegungen und Bewegungslernen induziert strukturelle und funktionelle Anpassungen in der grauen Substanz. Darüber hinaus können diese Anpassungen durch zusätzliche Trainingsbelastungen *moduliert* werden. Die Experimente zur Lokalisation trainingsbedingter Anpassungen sollten helfen, Ansatzpunkte zur Modulation/Effektivierung motorischer Lernprozesse zu identifizieren und ein evidenzbasiertes Handeln zu ermöglichen.

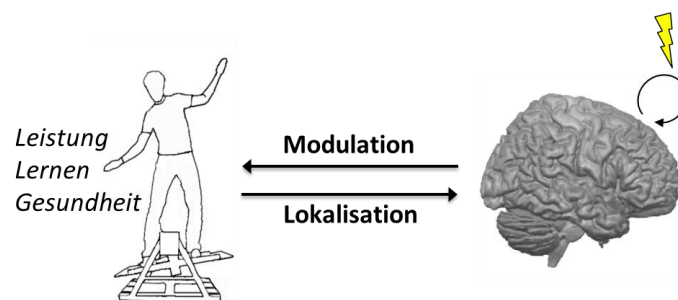


Abb. 4: Schematische Darstellung des forschungsmethodischen Zusammenhangs von *Lokalisation* und *Modulation* der Neuroplastizität im Hinblick auf potentielle Anwendungsfelder (Leistung, Lernen und Gesundheit). Ein kausaler Zusammenhang zwischen der Modulation des Gehirns und der Beeinflussung des menschlichen Verhaltens wird hierbei implizit angenommen.

4.1 Körperliche Aktivität als „endogene“ Effektivierungsstrategie

Für die Effektivierung des motorischen Lernens werden in der jüngeren Literatur neue Ansätze diskutiert, die auf neueren Erkenntnissen aus den Neurowissenschaften basieren (Reis et al., 2009; Sehm & Ragert, 2013, Roig et al., 2013). Die Mehrzahl dieser Ansätze thematisiert die externe und passive Beeinflussung spezieller Bereiche des Gehirns mittels elektrischer und magnetischer Hirnstimulation. Diese Verfahren können wiederum in invasive und nicht-invasive Methoden unterteilt werden, wobei die invasiven Methoden u.a. durch das Einsetzen von Stimulationselektroden an ausgewählten Stellen des Gehirns (tiefe Hirnstimulation) eine Modulation der Aktivität und des zu steuernden Verhaltens bewirken.

Während die invasiven Methoden ausschließlich im klinischen Kontext angewendet werden, ermöglichen die nicht-invasiven Hirnstimulationsmethoden eine Verwendung über klinische Fragestellungen hinaus, wie z.B. zur Steigerung motorischer Leistungen im Sport und ähnlichen Anwendungsgebieten (für eine kritische Diskussion siehe Sehm & Ragert, 2013). Zur nicht-invasiven Hirnstimulation zählen Verfahren wie z.B. die transkranielle Magnetstimulation (TMS) oder die transkranielle Gleichstromstimulation (tDCS). Bei der tDCS werden meist zwei Schwammelektroden auf der Kopfoberfläche platziert. Zwischen diesen Schwammelektroden fließt ein schwacher Gleichstrom ($\sim 1\text{-}2\text{ mA}$), welcher im darunterliegenden Gehirngewebe zu einer veränderten Reizschwelle (Membranpotential) führt. Je nachdem, über welchen Gehirngebieten die Schwammelektroden platziert werden und in welcher Polarität der Strom von der einen zur anderen Elektrode fließt, können Areale und Netzwerke in ihrer Aktivität und Konnektivität gehemmt oder gesteigert werden (Nitsche & Paulus, 2000; Sehm et al., 2012). Zur Anwendung der tDCS beim motorischen Lernen finden sich in der Literatur recht unterschiedliche Befunde. Häufig werden positive Effekte einer tDCS-Applikation auf das motorische Lernen berichtet. Reis et al. (2009) zeigen z.B. eine verbesserte Retentionsleistung in einer sequenziellen Griffkraftaufgabe durch tDCS über M1. Diese Effekte waren zudem noch 3 Monate nach Beendigung des Trainings nachweisbar. Hoff et al. (2015) berichten ebenfalls eine tDCS-induzierte Steigerung des motorischen Lernens bei älteren Versuchspersonen. Im Gegensatz dazu finden sich bei komplexen Ganzkörperbewegungen negative Effekte einer tDCS-Applikation auf die motorische Lernleistung (Kaminski et al., 2013). Negative bzw. polaritäts-unspezifische Effekte wurden ebenfalls bei einfachen Bewegungsaufgaben beschrieben (Hunter et al., 2009; Shah et al., 2014; Panouilleres et al., 2015).

Betrachtet man die Ergebnisse zur Lokalisation von Anpassungsprozessen durch das Erlernen von komplexen Bewegungen (Draganski et al., 2004; Scholz et al., 2009; Taubert et al., 2010), so werden zwei Dinge deutlich: 1. Die Anpassungserscheinungen beim Erlernen einfacher (Dayan & Cohen, 2011) und komplexer Bewegungsaufgaben unterscheiden sich in ihrer räumlichen und zeitlichen Ausprägung. 2. Die zielführende Anwendung fokaler Hirnstimulation erfordert, hinsichtlich Elektrodenpositionierung, Zeitpunkt und Intensität der Stimulation, ein besseres Verständnis der neuralen Korrelate komplexer Lernaufgaben. Dieses Verständnis ist im Gegensatz zu einfachen Lernaufgaben jedoch nur ansatzweise für komplexe Aufgaben vorhanden.

Zusätzlich zur externen, passiven Hirnstimulation gibt es weitere Möglichkeiten zur Beeinflussung von Kognition und Motorik. Forschungen aus den vergangenen 20 Jahren

haben gezeigt, dass Ausdauertraining das Gehirn stimuliert und ein verbessertes Milieu für lernbedingte Anpassungsprozesse erzeugt (Neeper et al., 1995; van Praag et al., 1999; Fabel et al., 2009). Im Tierversuch fördert ein Training im Laufrad die Neubildung von Nervenzellen (Neurogenese) im Hippokampus (van Praag et al., 1999), einer wichtigen Hirnstruktur für Lern- und Gedächtnisprozesse. Werden Laufradtraining und kognitives Lernen sequenziell kombiniert, ergeben sich additive Effekte auf die Neurogenese (Fabel et al., 2009). Es kommt weiterhin zur Steigerung von Nervenwachstumsfaktoren (BDNF, Neeper et al., 1995). Im motorischen System (M1) wurden ebenfalls Steigerungen der BDNF Konzentration sowie eine verbesserte Blutversorgung durch Angiogenese beschrieben (He et al. 2013). Während die hippokampalen Effekte von Ausdauerbelastungen als Erklärungsansatz für die positiven Effekte von Sport auf Kognitionen herangezogen werden können (Voss et al., 2013), so ist für das motorische Lernen insbesondere die belastungs-induzierte Modulation im motorischen System von Bedeutung. Die behavioralen Effekte von Ausdauerbelastungen auf Kognition und Motorik sind sehr gut bei Roig et al. (2013) zusammengefasst. Roig et al. (2013) konstatieren einen positiven Effekt von kurzfristigen Ausdauerbelastungen auf das motorische Lernen, verweisen aber zudem auf die unzureichende Befundlage für das motorische Lernen im Vergleich zur kognitiven Leistungsfähigkeit. Weiterhin besteht ein Defizit hinsichtlich biologisch begründeter Annahmen zu den Mechanismen einer ausdauerinduzierten Steigerung des motorischen Lernens. Hier setzt der Übersichtsartikel von Taubert et al. (2015a) an und beschreibt die Evidenzlage zu den zentralnervalen Mechanismen von Ausdauerbelastungen und motorischem Lernen sowie deren Kausalbeziehung.

Die entscheidenden Mechanismen für eine Modulation des motorischen Lernens (Taubert & Krug, 2015b) werden nun im Folgenden kurz beschrieben. Zum einen werden in TMS Studien Steigerungen der kortikospinalen Erregbarkeit in Verbindung mit einer Enthemmung der intrakortikalen Verschaltungen von M1 nach akuten Ausdauerbelastungen diskutiert (u.a. Singh et al., 2014). Zum anderen kommt es bei intensiven Beanspruchungen zur Laktatakkumulation, welche über biochemische Signalkaskaden eine Ausschüttung von Nervenwachstumsfaktoren (brain-derived neurotrophic factor, BDNF; Schiffer et al., 2011) induzieren könnte (Barros, 2013). Laktat führt ebenfalls zur erhöhten Expression von Genen, die mit Langzeitgedächtnis assoziiert sind (Yang et al., 2014), zur Erhöhung der Überlebensrate von Neuronen (Fünfschilling et al., 2012; Lee et al., 2012) sowie zur axonalen Myelinisierung (Rinholm et al., 2011). All diese Mechanismen von der molekularen zur systemischen Ebene der Hirnorganisation könnten die neuroplastischen Prozesse beim

motorischen Lernen *modulieren* und damit zur Steigerung der Leistungs- und Lernrate beitragen.

Im Gegensatz zur kognitiven Leistungsfähigkeit existieren noch recht wenige humane Verhaltensstudien zur ausdauerinduzierten Steigerung des motorischen Lernens. Diese Verhaltensstudien verwenden zur Nachweisführung zudem eher einfache Finger-, Hand- bzw. Armbewegungen (Roig et al., 2012; Skriver et al., 2014; Statton et al., 2015). Roig et al. (2012) und Skriver et al. (2014) verwenden eine Armhebel-Trackingaufgabe und zeigen eine Steigerung der Retentionsleistung durch akute Ausdauerbelastungen unmittelbar vor sowie nach der Übungseinheit jedoch keine verbesserte motorische Aneignungsleistung. Dem hingegen berichten Statton et al. (2015) über eine Steigerung der Aneignungsleistung einer sequenziellen, isometrischen Griffkraftaufgabe (siehe Reis et al., 2009) durch akute Ausdauerbelastungen jedoch keine Verbesserung der Retentionsleistung. Diese Effektunterschiede könnten sowohl durch die unterschiedlichen Bewegungsaufgaben und deren zugrunde liegenden Korrelate im Gehirn sowie durch die unterschiedlichen Ausdauerbelastungsintensitäten (moderate Belastung bei Statton et al. sowie hochintensive Belastung bei Roig et al.) hervorgerufen werden. Bisher unberücksichtigt blieben komplexe Ganzkörperbewegungen. Dies wurde zum Anlass genommen, die positiven Effekte von Ausdauerbelastungen auf das motorische Lernen der, in den Lokalisationsstudien verwendeten, Stabilometeraufgabe (Taubert et al., 2010; Taubert et al., under review) zu überprüfen. Hierzu ist bekannt, dass ein mehrwöchiges Stabilometertraining zu strukturellen und funktionellen Veränderungen im Gehirn führt (Taubert et al., 2010; Taubert et al., 2011) sowie bereits innerhalb der ersten Trainingseinheit neuroplastische Veränderungen einleitet (Taubert et al., under review). Die Strukturierung der Ausdauerbelastung (im Folgenden als Voraktivierung bezeichnet), müsste jedoch den Gegebenheiten der zu erlernenden Bewegungsaufgabe angepasst werden, denn gerade die akuten (intensiven) Belastungen könnten die Aneignungsleistung durch lokale bzw. globale Ermüdungseffekte maskieren (Yerkes-Dawson Gesetz; McMorris et al., 2015). Aus diesem Grund wurde in der nachfolgend dargestellten Untersuchung keine akute Ausdauerbelastung zur Steigerung des Lernens verwendet, sondern eine langfristige (chronische) Voraktivierung.

4.2 Effekte von körperlicher Aktivität auf ein mehrwöchiges Lerntraining

Chronische Voraktivierungen erlauben eine zeitliche Separierung der ausdauerorientierten Voraktivierung und der nachfolgenden motorischen Übung, da die induzierten, neurobiologischen Effekte durch die repetitive Belastung über mehrere Tage langanhaltender

erscheinen. Somit können die Ermüdungseffekte einer akuten, fahrradergometrischen Voraktivierung nach wenigen Stunden verschwinden, während die, für Neuroplastizität und Lernen, relevanten Vorgänge bestehen bleiben und eine Steigerung der motorischen Lernleistung erzeugen. Diese Annahme wird unterstützt durch Studien am Tiermodell von Fabel und Kollegen (Fabel et al., 2009). Fabel et al. (2009) konnten nachweisen, dass eine 10-tägige Voraktivierung (Lauftrad) vor einem 35-tägigen Lernprozess (enriched environment) zu einer weiteren Steigerung lernbedingter, neurobiologischer Veränderungen führt. Es kam dabei zu einem additiven, neurobiologischen Effekt einer Kombination aus Voraktivierung und anschließendem Lernprozess im Vergleich zur selektiven Durchführung von jeweils einer der beiden Interventionen. Zudem zeigen Vaynman et al. und Ding et al. (Ding et al., 2006; Vaynman et al., 2004) bei Versuchstieren einen gesteigerten Lerneffekt in einer räumlichen Orientierungsaufgabe (über 5 Tage) durch eine einwöchige Voraktivierung. Der positive neuromodulatorische Effekt der Voraktivierung war abhängig von der aktivitätsinduzierten Sekretion von Nervenwachstumsfaktoren (BDNF). Daraufhin wurde ein zweiwöchiges, hochintensives Fahrradergometertraining konzipiert und gegen eine moderate Voraktivierung kontrastiert. Die hochintensive Voraktivierung im Vergleich zur moderaten Voraktivierung sollte aufgrund der Laktatmodulation das neuroplastische Milieu für nachfolgende Lernprozesse zusätzlich steigern. Dies lässt sich u.a. mit der eingangs erwähnten Verbindungen von Laktat, BDNF und struktureller Neuroplastizität begründen (siehe auch Zimmer et al., 2015). Die Ergebnisse zum Stabilometer wurden zudem gegen zwei Kontrollgruppen ohne Voraktivierung verglichen (2 unabhängige Stichproben aus Studien am MPI). Bei beiden Trainingsgruppen lagen zwischen dem Ende der Voraktivierung und dem Beginn des motorischen Lernens mindestens 24 Stunden und höchstens 48 Stunden, wodurch eine Erklärung positiver bzw. negativer Lerneffekte durch akute und kurzweilige neurophysiologische Adaptationen unwahrscheinlich erscheint. Analog zur MRT-Studie von Taubert et al. (2010) wurden sechs Stabilometer-Trainingseinheiten verteilt auf einen Zeitraum von 6 aufeinander folgenden Wochen durchgeführt (1x Training pro Woche).

Die Ergebnisse zeigen signifikant höhere Werte in der Belastungsherzfrequenz über die zweiwöchige Voraktivierungsperiode zugunsten der hochintensiven Trainingsgruppe im Vergleich zur Trainingsgruppe mit moderater Intensität (Taubert & Krug, 2015b). Abbildung 5 beschreibt die Entwicklung der Stabilometerleistung über die 6-wöchige Trainingsperiode. Die hochintensive Trainingsgruppe weist hierbei signifikant höhere Leistungswerte im Vergleich zur moderaten Trainingsgruppe an den Tagen 2 bis 6 auf. Der Vergleich mit den beiden Kontrollgruppen zeigt außerdem, dass diese Effekte durch eine Steigerung zugunsten

der hochintensiven Gruppe zustande gekommen sind und weniger durch eine Verschlechterung in der moderaten Trainingsgruppe.

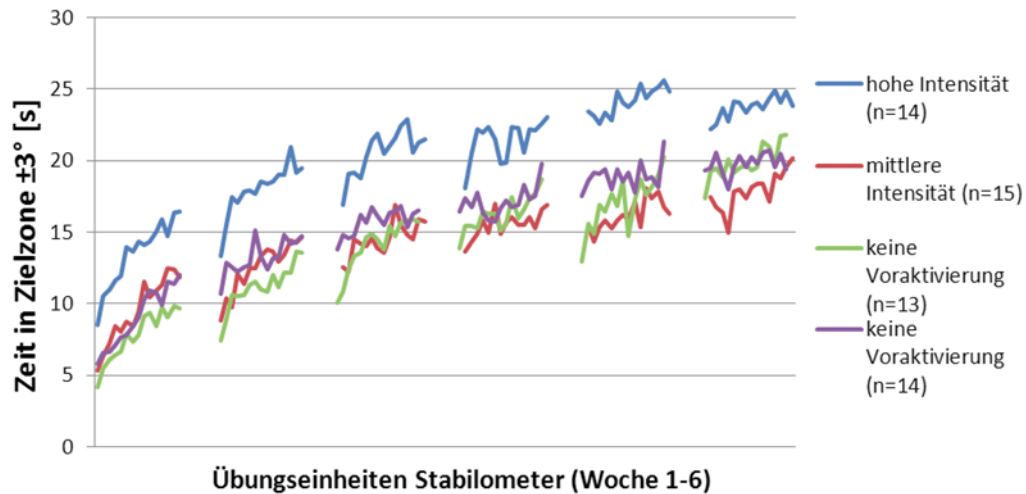


Abb. 5: Steigerung der Balancierleistung (Stabilometeraufgabe) über die 6-wöchige Lernphase in Abhängigkeit der Voraktivierungsstrategie.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie belegen erstmals die Möglichkeit einer langanhaltenden Steigerung der motorischen Lernleistung in einer komplexen Bewegungsaufgabe durch intensive Ausdauerbelastungen. Dem hingegen weist die moderate Gruppe keinerlei Unterschiede zu den Kontrollgruppen auf. Dies könnte einerseits an studienspezifischen Unterschieden zu den MPI-Kohorten liegen (z.B. andere Trainingsumgebung am MPI im Vergleich zur Sportwissenschaftlichen Fakultät) sowie am Ausdauerleistungsniveau der mittleren Gruppe vor der Voraktivierung. Beide Trainingsgruppen setzten sich aus Sportstudierenden der Sportwissenschaftlichen Fakultät zusammen. Obwohl die Belastungsintensität auf dem Fahrradergometer auf Basis eines PWC170 Eingangstests für jede Versuchsperson individuell adjustiert wurde, könnte die erhöhte Belastbarkeit der Sportstudierenden die neuromodulatorischen Effekte der Voraktivierung hinsichtlich Laktatakkumulation und deren Wirkung auf plastizitätsrelevante Signalkaskaden (Taubert et al., 2015a) abgeschwächt haben. Limitierender Faktor dieser Untersuchung sind die eingeschränkten Interpretationsmöglichkeiten durch fehlende Blut- und MRT-Analysen. Der Vorteil der hochintensiven Belastung im Vergleich zur moderaten Belastung weist jedoch indirekt auf einen Erklärungsmechanismus hin, der insbesondere bei hochintensiven Belastungen aufzutreten scheint.

5. Implikationen: Maßnahmen zum Transfer in die Sportpraxis

Aus der Literatur ist bekannt, dass die Morphologie des Gehirns mit Verhaltensparametern zusammenhängen (Kanai & Rees, 2011). Dies gilt für Aspekte der Motorik (Zatorre et al., 2012; Wang et al., 2013; Wei et al., 2011) und reicht bis zu höheren kognitiven Funktionen wie z.B. der politischen Neigung (Kanai et al., 2011). Doch wie könnten diese Informationen in die Sportpraxis übertragen werden? Abgesehen vom technischen und finanziellen Aufwand einer MRT-Messung, welchen Vorteil hätten Trainer, Übungsleiter und Sportler vom Blick ins Gehirn? Im Folgenden soll über mögliche Anwendungsfelder von neurowissenschaftlicher Forschung im Leistungssport spekuliert werden. Hierbei unberücksichtigt bleiben die äußerst vielversprechenden, klinisch orientierten Anwendungsfelder der Krankheitsprävention und -rehabilitation mit Bezug zum „Gesunden Altern“ sowie zu neurologischen Erkrankungen.

Die oben genannten theoretischen Fragestellungen zur Translation in den Leistungssport werden in der Literatur momentan nur wenig diskutiert. So bezeichnet die Mehrzahl der interdisziplinären Beiträge zu diesem Thema die Untersuchung des Gehirns bei Sportlern als besondere Möglichkeit für die Neurowissenschaften, ihr grundlagenorientiertes Wissen in einem Anwendungsfeld auf ökologische Validität zu überprüfen („Applied Cognitive Neuroscience“, Yarrow et al., 2009; Walsh, 2014). Der Sport biete durch seine vielfältigen Handlungsfelder allerhand Möglichkeiten, die motorischen, kognitiven, emotionalen, motivational-volitionalen und sozial-kognitiven Paradigmen der kognitiven Neurowissenschaften im Feld zu testen. Diese Annäherung zwischen beiden Disziplinen würde zweifelsohne der Sportwissenschaft ganz neue Möglichkeiten eröffnen, auch ihre Theorien über Gehirnprozesse zu überprüfen. Hierin wird ein notwendiger Zwischenschritt gesehen, um die Übertragbarkeit neurowissenschaftlicher Erkenntnisse in die Sportpraxis zu erleichtern. Aktuell werden dazu theoretische Überlegungen u.a. zum mentalen Training und zum Beobachtungslernen (Munzert et al., 2009; Taube et al., 2015) mit neurowissenschaftlichen Verfahren untersucht.

Die bisherigen Studien zu strukturellen Unterschieden bei Sportlern verschiedener Sportartengruppen im Vergleich zur Normalpopulation (u.a. Wang et al., 2013; Roberts et al. 2008; Schlaffke et al., 2014) dokumentieren weitere Bemühungen an der Schnittstelle zwischen Sport- und Neurowissenschaften. Die Initiativen gehen hier jedoch meist von Neurowissenschaftlern aus, die theoretische Annahmen zur erfahrungsabhängigen Neuroplastizität (Markham & Greenough, 2006) über Bewegung und Bewegungslernprozesse operationalisieren wollen. Hierbei spielt der Erkenntnisgewinn für ein besseres Verständnis

von Bewegung und Training im Vergleich zu den Eigenschaften der Neuroplastizität meist eine untergeordnete Rolle. In Erweiterung dessen wurden in der Studie von Wenzel et al. (2014) erstmals Sportler unterschiedlicher Disziplingruppen der Leichtathletik mithilfe von MRT untersucht. Ziel war es, ein strukturelles Korrelat der motorischen Schnelligkeit im Gehirn zu identifizieren. Zu diesem Zweck wurden die MRT-Aufnahmen von Sportlern aus ausdauerorientierten Disziplinen der Leichtathletik (Lang- und Mittelstreckenläufer) mit den MRT-Aufnahmen von Sportlern aus schnellkraftorientierten Disziplinen (u.a. Weit- und Hochsprung, Speerwurf, Sprint) verglichen. Eine funktionelle MRT Aufnahme diente zur Lokalisation von Hirnregionen, welche bei schnellen Fußbewegungen im Vergleich zu langsamen Fußbewegungen aktiviert waren. Die hierbei aktivierte Region im anterioren Kleinhirn zeigte zudem eine höhere Dichte der grauen Substanz bei schnellkraftorientierten Sportlern im Vergleich zu ausdauerorientierten Sportlern. Schnelligkeitsleistungen könnten somit durch einen strukturell ausgeprägten Bereich im vorderen Kleinhirn kontrolliert werden.

Neben sportartbedingten Unterschieden in der Gehirnstruktur konnten Draganski et al. (2004) erstmals längsschnittliche Befunde zur trainingsbedingten Veränderungen im Gehirn vorlegen und dadurch die Anpassungsfähigkeit der menschlichen Gehirnstruktur infolge kurzzeitiger Trainingsperioden aufzeigen. Während die Bewegungsintervention hier zweckmäßig zur Untersuchung der dynamischen Eigenschaften der Gehirnstruktur diente, bleibt aus sportwissenschaftlicher Sicht die Frage offen, welche genaue Bedeutung diese Anpassungen für den Leistungsfortschritt in der motorischen Aufgabe haben? Diese berechtigte Frage kann aus dem aktuellen Forschungsstand nicht zufriedenstellend beantwortet werden, ist sie jedoch von höchster Priorität, wenn es um den Transfer dieser Befunde und Ansätze in die Sportpraxis geht. Ein möglicher Ansatz zur Beantwortung dieser kausalen Forschungsfrage läge in einer Kombination aus Bewegung, Bildgebung und interferierender Hirnstimulation. Dieser Ansatz wird in aktuellen Studien am MPI Leipzig vorbereitet. Der Transfer neurowissenschaftlicher Erkenntnisse in den Leistungssport erfordert zudem die Nachweiserbringung von Gehirneigenschaften am einzelnen Individuum. Dadurch können Ergebnisse für den einzelnen Sportler bzw. dessen Trainer/in aufbereitet werden. Eine entsprechende Individualdiagnostik würde es der Sportpraxis ermöglichen, genauere Informationen für die Talent- und Leistungsdiagnostik heranzuziehen und Zeitreihenanalysen zu trainingsbedingten Gehirnveränderungen über längerfristige Trainingsperioden am Einzelsportler zu berechnen.

Momentan liefert die neurowissenschaftliche Literatur lediglich Befunde von Einzelfallstudien außerhalb der Motorik. Salmond et al. (2003) untersuchten Autisten und fanden Abnormalitäten in emotionsverarbeitenden Hirnregionen. Im klinischen Bereich wurden über MRT-Einzelfallstudien Patienten mit speziellen Symptomen untersucht (Noppeney et al., 2007). Diese geringe Dichte an MRT-Einzelfallstudien im nicht-klinischen Bereich liegt sicher auch an den forschungsmethodischen Nachteilen von Einzelstudien gegenüber experimentellen Gruppen-Untersuchungen. Solche Limitationen werden in der Sportpraxis zugunsten der Genauigkeit für den einzelnen Sportler in Kauf genommen. Zudem liegt insbesondere in den Einzelsportarten wie der Leichtathletik der Fokus auf fertigkeitsspezifischen Besonderheiten des Individuums. Einzelfallstudien adressieren diese Besonderheit, wohingegen individuelle Unterschiede in Gruppenstudien bewusst herausgemittelt werden. In der nachfolgend vorgestellten Studie wird dieses anwendungsorientierte Forschungsdefizit aufgegriffen und im Rahmen von MRT-Einzelfallstudien an mehreren Sportlern untersucht.

5.1 Lokalisation zentralnervaler Besonderheiten am einzelnen Athleten

Die Einzelfalluntersuchung von Taubert et al. (2015c) beschreibt strukturelle Unterschiede in den MRT-Aufnahmen von drei aktiven Sportlern im obersten Leistungsbereich der oben beschriebenen Querschnitt-Studie von Wenzel et al. (2014). Es handelte sich um zwei Weitspringer und einen Speerwerfer. Nach dessen Teilnahme an den Olympischen Spielen wurde der Speerwerfer ein zweites Mal zur MRT-Untersuchung eingeladen, um die Zuverlässigkeit des Initialbefundes zu bestimmen. Jede der 4 MRT-Aufnahmen (2x Speerwerfer, je 1x Weitspringer) wurde mit einer alters-, geschlechts- und bildungsgematchten Gruppe an Nicht-Sportlern verglichen. Die nachfolgenden Ergebnisse (Abb. 6) belegen eine erhöhte Dichte der grauen Substanz (1) im Stammhirn (Basalganglien) bei allen drei Sportlern, (2) im Thalamus und im visuellen Kortex (fusiform gyrus) bei beiden Weitspringern, jedoch nicht beim Speerwerfer sowie (3) keine Unterschiede in sensomotorischen, kortikalen Gebieten um die Zentralfurche (M1/S1) bei allen drei Sportlern. Die wiederholte MRT-Aufnahme des Speerwerfers nach 2 Jahren belegte die Stabilität der Strukturunterschiede in den Basalganglien (einziger Sportler mit bihemisphärischen Strukturunterschieden in den Basalganglien).

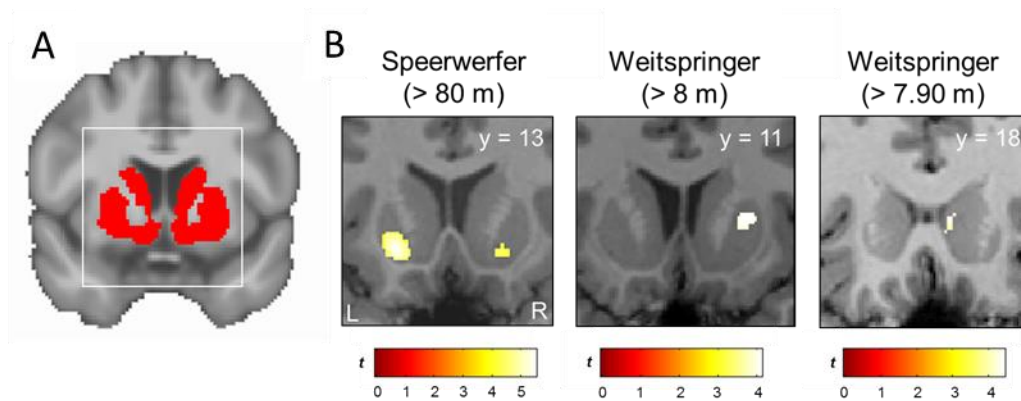


Abb. 6: Einzelfall-MRT Analysen. (A) Maskierung der Zielregion im Striatum für die regionen-basierte Analyse. (B) Signifikant höhere Dichte der grauen Substanz pro Athlet im Vergleich zur alters-, geschlechts- und bildungsgematchten Kontrollgruppe.

Zudem wurden 3 Nachwuchsleistungssportler (3 Weitspringer bzw. Sprinter) aus dem mittleren Leistungsbereich für einen indirekten Vergleich herangezogen. Die Ergebnisse der Nachwuchsathleten lieferten wenig Hinweise auf strukturelle Unterschiede zur gematchten Referenzstichprobe (vgl. Taubert et al., 2015c). Die deskriptive Darstellung der Ergebnisse (Abb. 7) verdeutlicht die Unterschiede und Gemeinsamkeiten zwischen den Sportarten und Expertiseleveln.

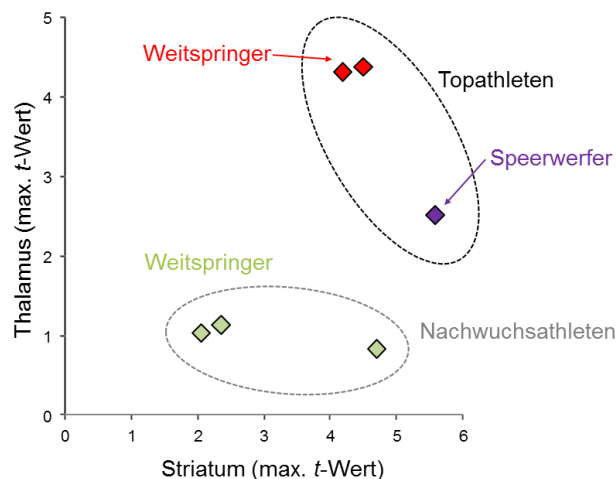


Abb. 7: Charakteristische Besonderheiten in der subkortikalen Hirnstruktur (Striatum und Thalamus) bei Sportlern verschiedener Disziplinen und Leistungsbereiche. Die x- und y-Achsen zeigen die regionalen Signifikanzwerte der jeweiligen Einzelfallvergleiche.

Untersuchungsmethodische Vor- und Nachteile bei der Interpretation dieser Einzelfallergebnisse wurden in Taubert et al. (2015c) diskutiert und sollen hier nicht gesondert aufgeführt werden. In Zusammenführung der Studien von Wenzel et al. (2014) und Taubert et al. (2015c) konnten erstmals disziplinspezifische Unterschiede in der

Gehirnstruktur aufgezeigt und mit sportpraktischen Parametern in Verbindung gebracht sowie strukturelle Besonderheiten am einzelnen Sportler demonstriert werden. Diese Ergebnisse leisten somit einen Beitrag zur *Lokalisation* struktureller Gegebenheiten im sportpraktischen Kontext und erweitern die grundlagenorientierten Studien zur lernbedingten Neuroplastizität im Hinblick auf mögliche Adaptationen im Gehirn nach langjährigen Trainingsprozessen. Auch wenn es sich hierbei um Querschnittsstudien handelt und mögliche genetische Ursachen der strukturellen Unterschiede nicht ausgeschlossen werden können, so deuten die sukortikalen Befunde im Kleinhirn (Wenzel et al., 2014) und in den Basalganglien (Taubert et al., 2015c) auf eine Verschiebung neuroplastischer Veränderungen innerhalb der kortiko-striato-thalamo-kortikalen sowie kortiko-zerebellären Schleifen (Alexander & Crutcher, 1990).

5.2 Effektivierungsstrategien in den technisch-akrobatischen Sportarten

Zusätzlich zur *Lokalisation* wurden ebenfalls Versuche unternommen, die grundlagenorientierten Ergebnisse zur *Modulation* des motorischen Lernens (siehe Kapitel 4) in die Sportpraxis zu übertragen. Die im Kapitel 4 dargestellten empirischen Befunde und theoretischen Überlegungen lassen vermuten, dass intensive Ausdauerbelastungen das zentralnervale Anpassungspotential steigern und somit die motorische Lernleistung nachhaltig beeinflussen können (Roig et al., 2012). Diese Annahme wurde bisher lediglich in Laborstudien unter Hinzunahme einfacher Bewegungen mit geringem Komplexitätsgrad (wenige kontrollbedürftige Freiheitsgrade) überprüft (Roig et al., 2012; Mang et al., 2014; Statton et al., 2015). Die Erfolge der Laborstudie zur Stabilometeraufgabe (Taubert & Krug, 2015b) haben dazu angeregt, diese Effektivierungsstrategie in technisch dominierten Sportarten auszuprobieren. Zur Wirksamkeitsüberprüfung der Voraktivierungsstrategie wurden zwei Feldstudien mit Nachwuchsathleten aus dem Wasserspringen und dem Turnen durchgeführt. Ziel war die Verbesserung der Aufstreckbewegung nach Saltodrehungen für die Vorbereitung des Eintauchens (Wasserspringen) sowie des Landens (Turnen).

Die Datenerfassung im Gerätturnen und Wasserspringen erfolgte in einem Cross-over-Design mit jeweils zwei Mesozyklen. Während im ersten Mesozyklus ein definiertes submaximales Belastungsprotokoll als neuromodulatorische Voraktivierung zum Einsatz kam, absolvierten die Sportler im zweiten Mesozyklus ein traditionelles Erwärmungsprogramm. Aufgrund gerätetechnischer Voraussetzungen konnte im Wasserspringen ähnlich wie bei den Laboruntersuchungen (Kapitel 4) ein submaximales Voraktivierungsprotokoll verwendet

werden, wohingegen die Belastungssteuerung im Gerätturnen mittels sportartspezifischer Belastung und Pulsfrequenzsteuerung erfolgte. An der Studie nahmen 8 Nachwuchswasserspringer (5 männlich und 3 weiblich) im Alter von 11 bis 13 Jahren und 18 Nachwuchsturnerinnen im Alter von 8 bis 12 Jahren teil. In beiden Mesozyklen standen insgesamt 1520 Saltobewegungen im Wasserspringen (Saltodrehgerät) und 912 Saltoreihen im Turnen (Akrobatikbahn) für die Auswertung zur Verfügung.

Im Wasserspringen wurde zur Auswertung das mittlere Niveau des Hüftwinkels und die Parameter des Streckzeitpunkts in beiden Mesozyklen verglichen. Der Parameter Hüftwinkel ergab keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Erwärmungsformen, allerdings eine Tendenz ($p = 0,124$) mit einem besseren Niveau zugunsten der Voraktivierungsstrategie. Insgesamt konnte daher festgehalten werden, dass die Sportlerinnen und Sportler im ersten Mesozyklus tendenziell einen geringeren Hüftwinkel zum Zeitpunkt des Streckens erzielen konnten. Beim Parameter Streckzeitpunkt fand sich ebenfalls kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Mesozyklen. Da die Sportlerinnen bzw. Sportler diesbezüglich sehr nahe am Soll-Wert von 25° liegen, kann man davon ausgehen, dass der Zeitpunkt des Streckens von Anfang an gut bei ihnen ausgebildet war. Identisch zum Wasserspringen wurde auch im Turnen das mittlere Niveau des Hüftwinkels und die Parameter des Streckzeitpunkts in beiden Mesozyklen verglichen. Bei der mit einer intensiven, über die Pulsfrequenz gesteuerten, sportartspezifischen Erwärmung im 1. Mesozyklus lag die Winkelabweichung vom Sollwert im Mittel bei $10,39^\circ$. Im 2. Mesozyklus, in dem die Trainingseinheiten nur mit einer allgemeinen Erwärmung eingeleitet wurden, ist eine statistisch signifikante, höhere Winkelabweichung vom Sollwert zu erkennen ($12,11^\circ$).

Weiterhin wurde im Rahmen der Videoauswertung die Ist-Rotation zum Zeitpunkt des Öffnens (Saltos vorwärts gehockt) untersucht. Hierbei konnten statistisch keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden unterschiedlichen Erwärmungsformen festgestellt werden. Die Ausführung der TurnerInnen im zweiten Mesozyklus ist, in Bezug auf diesen ausgewerteten Parameter, nur geringfügig schlechter als im ersten Mesozyklus.

Insgesamt lässt sich konstatieren, dass die erreichten Verbesserungen in der Laborstudie bei den ausgewerteten Parametern im Wasserspringen und Gerätturnen nicht in gleicher Weise nachgewiesen werden konnten. Es ist davon auszugehen, dass im Wasserspringen die Untersuchungszeiträume für die gestellte motorische Lernaufgabe nicht ausreichend lang waren. Im Gerätturnen konnte eine leichte Verbesserung im Prozess des motorischen Lernens festgestellt werden. Im Rahmen des ersten Mesozyklus, bei dem eine sportartspezifische

Erwärmung durchgeführt wurde, erreichen die Probandinnen in Bezug auf den Parameter (Soll-/Ist- Wert zum Zeitpunkt des Öffnens) signifikant bessere Ergebnisse.

Die vorliegende Studie zur *Modulation* des motorischen Lernens im Wasserspringen und Turnen ist zumindest ein erstes Indiz dafür, dass eine intensive Voraktivierung den motorischen Lernprozess im Training von Nachwuchskadern fördert.

6. Zusammenfassende Betrachtung

Ein besseres Verständnis der Zusammenhänge von äußerlich beobachtbarer Bewegung (Außenperspektive) und deren zugrunde liegenden neurobiologischen sowie kognitiven Vorgängen (Innenperspektive) ist von grundlegender Bedeutung für die Sportwissenschaft. Die vorliegende Habilitationsschrift rückt insbesondere die Innenperspektive von Bewegung und Training in den Vordergrund, wobei die gewonnenen Erkenntnisse der Grundlagenforschung für die Implementierung neuer Trainingsansätze in der Sportpraxis genutzt werden sollten. Die Innenperspektive wurde mit Hilfe der Magnetresonanztomografie (MRT) untersucht. Dieses Verfahren ermöglicht die nicht-invasive Darstellung von Weichteilgewebe im menschlichen Körper. Im Fokus stand hierbei zunächst die detaillierte Darstellung der grauen Hirnsubstanz und deren Veränderungen im Laufe des Neulernens einer komplexen Balancieraufgabe auf dem Stabilometer. Die vorgelegten Befunde zeigen erstmals rasche Anpassungen in der grauen Substanz im motorischen Kortex (M1), ein Nachweis der bisher lediglich aus tierexperimentellen Studien zur Plastizität der zellulären Mikrostruktur bekannt gewesen war (vgl. Xu et al., 2009). Unter Beachtung forschungsmethodologischer Hinweise zur längsschnittlichen MRT (Thomas & Baker, 2012) wurde hierbei die Spezifität der Hirnveränderungen genauer untersucht. Dabei erwiesen sich die beobachteten Anpassungen in M1 als (1) regional spezifisch, (2) lernabhängig, (3) unbeeinflusst vom zerebralen Blutfluss gemessen mit Pulsed-Arterial Spin Labeling sowie (4) assoziiert mit den Leistungsverbesserungen in der zu erlernenden Bewegungsaufgabe. In Zusammenführung der bisherigen Befunde zu dynamischen Änderungen der Hirnstruktur und -funktion beim mehrwöchigen Stabilometertraining (Taubert et al., 2010; Taubert et al., 2011) kann auf mindestens drei zeitlich separable Phasen der Plastizität im Trainingsverlauf geschlossen werden. Die Initialphase in sensomotorischen Gebieten (M1) scheint ersten Erkenntnissen zufolge durch weiteres Training rückläufig zu sein (Tennant et al., 2012; Xu et al., 2009; Taubert et al., under review) und in einer zweiten Phase mit plastischen Veränderungen in sekundär motorische Gebiete (dorsolateraler präfrontaler Kortex,

supplementär motorischer Kortex) zu münden. Es ergeben sich in dieser Zeitspanne (ca. 2-3 Wochen des Stabilometertrainings) ebenfalls funktionelle Anpassungen in der Netzwerkkonnektivität (Taubert et al., 2011). Jedoch scheint auch diese Phase nur vorübergehend dominant zu sein und im späteren Trainingsverlauf nach 4-6 Wochen in leistungsassoziierte Strukturveränderungen in der grauen und weißen Substanz des frontopolaren Kortex über zu gehen. Es deutet sich somit eine stete Verlagerung der Neuroplastizität von primär motorischen zu höheren kognitiven Arealen des Frontalkortex an. Diese Befunde decken sich mit einer funktionellen Trennung frontaler Hirnregionen bei der Planung und Ausführung zielgerichteter Handlungen (Koechlin et al., 2007). Ähnliche hierarchische Modelle sind aus theoretischen Überlegungen der Handlungspsychologie bekannt (siehe u.a. Hacker, 1997). Dieses Multi-Phasenmodell soll als Ausgangsbasis für weitere MRT-Studien zum komplexen Bewegungslernen gesehen werden und die bisher schlecht verstandenen höheren Informationsverarbeitungsprozesse im Zentralnervensystem (Daug & Blischke, 1999; Withing, 1984) kennzeichnen.

Aus anwendungsorientierter Perspektive sprechen diese hochdynamischen Anpassungen beim Bewegungslernen für eine zeitabhängige Einflussnahme auf das motorische Lernverhalten durch neuromodulatorische Interventionstechniken. Die Grundlagenforschung der letzten Jahre rückt diesbezüglich insbesondere Ausdauerbelastungen als neuromodulatorische Effektivierungsmaßnahme in den Vordergrund, deren molekulare, zelluläre und systemische Effekte mit denen der lernbedingten Neuroplastizität interagieren und ein verbessertes internes Milieu für nachfolgende Lernreize schaffen (Taubert et al., 2015a). Empirische Befunde wurden hierbei vorgelegt (Taubert & Krug, 2015b) und zeigen erstmals eine langfristige Steigerung der Lernleistung in einer komplexen, sportnahen Bewegungsaufgabe (Stabilometer) durch eine zweiwöchige Voraktivierungsphase. Welche zentralnervalen Phasen durch diese Voraktivierung besonders gefördert werden, bleibt weiter offen und ist Gegenstand aktueller Abschlussarbeiten der Sportwissenschaft.

Letzten Endes sollte diese Progression vom lokalisatorischen zum modulatorischen Vorgehen die Translation von grundlegenden Erkenntnissen in die Sportpraxis befördern (Abb. 8). Es werden diesbezüglich zwei grundsätzliche Bedeutungsebenen der neurowissenschaftlichen Forschung mit Sportbezug gesehen (Abb. 8). Zum einen lassen sich mithilfe neurowissenschaftlicher Methoden bestehende sportwissenschaftliche Ansätze aus einem zusätzlichen Blickwinkel (Innenperspektive) betrachten und evaluieren. Die gewonnenen Einsichten können zur Evidenzbasierung sowie zur Erweiterung bestehender Trainingsformen herangezogen werden und damit deren Akzeptanz in der Sportpraxis steigern. Ein geeignetes

Beispiel hierfür ist das mentale Training, bei dem die entscheidenden internen Verarbeitungsprozesse durch TMS und vor allem fMRT sichtbar gemacht werden konnten (Munzert et al., 2009; Taube et al. 2015).



Abb. 8: Schematische Darstellung zur integrativen Rolle der modernen Neurowissenschaft im Spannungsfeld zwischen Sportwissenschaft und Sportpraxis. Neurowissenschaftliche Forschung dient hierbei einerseits der Evaluation von Phänomenen, die aus der Sportwissenschaft in die Sportpraxis überführt werden/wurden. Andererseits fördert neurowissenschaftliche Forschung die Entwicklung neuer Ansätze, die im weiteren Verlauf über eine anwendungsorientierte Grundlagenforschung (Sportwissenschaft) systematisch in die Sportpraxis übertragen werden.

Zum anderen setzt neurowissenschaftliche Forschung Impulse für die Generierung neuartiger, sportwissenschaftlicher Forschungsansätze. Dies betrifft Konzepte und Strategien, die insbesondere seitens der Sportwissenschaft bisher wenig Beachtung fanden. Die hier theoretisch beleuchtete (Taubert et al., 2015a) und empirisch überprüfte (Taubert & Krug, 2015b) Effektivierungsstrategie durch Ausdauerbelastungen ist ein Beispiel dafür. Forschungen aus den 1980er Jahren untersuchten Ausdauerbelastungen in Verbindung mit motorischen Lernprozessen vor allem vor dem Hintergrund eines möglichen negativen (ermüdungsbedingten) Transfereffekts (Teipel, 1995). Neurowissenschaftliche Untersuchungen aus den letzten ca. 20 Jahren haben nachweisen können, dass Ausdauerbelastungen u.a. zur Steigerung von Nervenwachstumsfaktoren und der Nervenzellneubildung führen können (Neeper et al., 1995; van Praag et al., 1999). Da dieser neurobiologische Effekt besonders prominent in lern- und gedächtnisassoziierten Hirnregionen hervortrat (Hippokampus), lag eine mögliche Beeinflussung des Lernverhaltens sehr nahe und wurde in der Folge mithilfe kognitiver sowie motorischer Paradigmen untersucht.

Die Übertragung dieser Konzepte in die Sportpraxis ist erfahrungsgemäß schwierig und deutet sich auch in den Feldstudien im Wasserspringen sowie im Turnen an (Taubert & Krug, 2015b). Da in der Leistungssportforschung die Effizienz einer Maßnahme immer auch gegen deren Praktikabilität im Trainingsprozess abgewogen wird, sollten zukünftige Bemühungen insbesondere auf die Translation ökonomischer, flexibler und effizienter Ansätze gerichtet sein. Die Grundlagenforschung gibt auch hier die Marschroute vor und betont dabei u.a. den

Zeitpunkt und die Intensität von neuromodulatorischen Ausdauerbelastungen (Roig et al., 2012; Rojas-Vega et al., 2006).

6. Literatur

Alexander, G.E. & Crutcher, M.D. (1990). Functional Architecture of Basal Ganglia Circuits - Neural Substrates of Parallel Processing. *Trends in Neurosciences*, 13, 266-71.

Allen, G.I. & Tsukahara, N. (1974). Cerebrocerebellar communication systems. *Physiol Rev.*, 4, 957-1006.

Barros, L. F. (2013). Metabolic signaling by lactate in the brain. *Trends Neurosci.*, 36, 396–404.

Berlucchi, G. & Buchtel, H.A. (2009). Neuronal plasticity: historical roots and evolution of meaning. *Exp Brain Res.*, 3, 307-19.

Bernstein, N.A. (1967). The co-ordination and regulation of movements. Pergamon Press, Oxford.

Daug, R. & Blischke, K. (1999). Kognition und Motorik. Köln: Feldhaus Verlag.

Daug, R. (2000). Evaluation sportmotorischen Messplatztrainings im Spitzensport. Köln: Sport und Buch Strauß.

Dayan, E. & Cohen, L.G. (2011). Neuroplasticity subserving motor skill learning. *Neuron*, 72, 443-454.

Ding, Q., Vaynman, S., Akhavan, M., Ying, Z., Gomez-Pinilla, F. (2006). Insulin-like growth factor I interfaces with brain-derived neurotrophic factor-mediated synaptic plasticity to modulate aspects of exercise-induced cognitive function. *Neuroscience*, 140, 823-33.

Draganski, B. & May, A. (2008). Training-induced structural changes in the adult human brain. *Behav Brain Res.*, 1, 137-42.

Draganski, B., Gaser, C., Busch, V., Schuierer, G., Bogdahn, U. & May, A. (2004). Neuroplasticity: changes in grey matter induced by training. *Nature*, 427, 311-2.

Driemeyer, J., Boyke, J., Gaser, C., Büchel, C. & May, A. (2008). Changes in gray matter induced by learning--revisited. *PLoS One*, 7, e2669.

Editorial (1928). *Mens sana in corpore sano*. *Cal West Med.*, 6, 813-814.

Erickson, K.I., Voss, M.W., Prakash, R.S., Basak, C., Szabo, A., Chaddock, L., Kim, J.S., Heo, S., Alves, H., White, S.M., Wojcicki, T.R., Mailey, E., Vieira, V.J., Martin, S.A., Pence, B.D., Woods, J.A., McAuley, E. & Kramer, A.F. (2011). Exercise training increases size of hippocampus and improves memory. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 7, 3017-22.

Ericsson, K.A., Krampe, R.T. & Teschmer, C. (1993). The Role of Deliberate Practice in the Acquisition of Expert Performance. *Psychological Review*, 100, 363-406.

- Fabel, K., Wolf, S.A., Ehninger, D., Babu, H., Leal-Galicia, P., Kempermann, G. (2009). Additive effects of physical exercise and environmental enrichment on adult hippocampal neurogenesis in mice. *Front Neurosci.*, 3, 50-55.
- Fu, M., Yu, X., Lu, J. & Zuo, Y. (2012). Repetitive motor learning induces coordinated formation of clustered dendritic spines in vivo. *Nature*, 483, 92-5.
- Fünfschilling, U., Supplie, L.M., Mahad, D., Boretius, S., Saab, A.S., Edgar, J. & Brinkmann, B.G. (2012). Glycolytic oligodendrocytes maintain myelin and long-term axonal integrity. *Nature*, 485, 517-21.
- Grafton, S.T., Mazziotta, J.C., Presty, S., Friston, K.J., Frackowiak, R.S. & Phelps, M.E. (1992). Functional anatomy of human procedural learning determined with regional cerebral blood flow and PET. *J Neurosci.*, 7, 2542-8.
- Hacker, W. (1997). *Allgemeine Arbeitspsychologie - Psychische Regulation von Arbeitstätigkeiten*. Bern: Huber.
- Hayashi-Takagi, A., Yagishita, S., Nakamura, M., Shirai, F., Wu, Y., Loshbaugh, A.L., Kuhlman, B., Hahn, K.M. & Kasai, H. (2015). Labelling and optical erasure of synaptic memory traces in the motor cortex. *Nature*, 7569, 333-8.
- He, Y.Y., Zhang, X.Y., Yung, W.H., Zhu, J.N., & Wang, J.J. (2013). Role of BDNF in Central Motor Structures and Motor Diseases. *Mol Neurobiol*, 48, 783-93.
- Hikosaka, O., Nakamura, K., Sakai, K. & Nakahara, H. (2002). Central mechanisms of motor skill learning. *Curr Opin Neurobiol.*, 2, 217-22.
- Hoff, M., Kaminski, E., Rjosk, V., Sehm, B., Steele, C.J., Villringer, A. & Ragert, P. (2015). Augmenting mirror visual feedback-induced performance improvements in older adults. *Eur J Neurosci.*, 11, 1475-83.
- Hofstetter, S., Tavor, I., Tzur Moryosef, S. & Assaf, Y. (2013). Short-term learning induces white matter plasticity in the fornix. *J Neurosci.*, 33, 12844-50.
- Honda, M., Deiber, M.P., Ibáñez, V., Pascual-Leone, A., Zhuang, P. & Hallett, M. (1998). Dynamic cortical involvement in implicit and explicit motor sequence learning. A PET study. *Brain*, 11, 2159-73.
- Hunter, T., Sacco, P., Nitsche, M.A. & Turner, D.L. (2009). Modulation of internal model formation during force field-induced motor learning by anodal transcranial direct current stimulation of primary motor cortex. *J Physiol.*, 12, 2949-61.
- Kaminski, E., Hoff, M., Sehm, B., Taubert, M., Conde, V., Steele, C.J., Villringer, A. & Ragert, P. (2013). Effect of transcranial direct current stimulation (tDCS) during complex whole body motor skill learning. *Neurosci Lett.*, 552, 76-80.
- Kanai, R. & Rees, G. (2011). The structural basis of inter-individual differences in human behaviour and cognition. *Nat Rev Neurosci.*, 12, 231-42.
- Kanai, R., Feilden, T., Firth, C. & Rees, G. (2011). Political orientations are correlated with brain structure in young adults. *Curr Biol.*, 8, 677-80.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H. 1., & Jessell, T. M. (2000). *Principles of neural science* (4th ed.). New York: McGraw-Hill, Health Professions Division.

- Karni, A., Meyer, G., Jezzard, P., Adams, M.M., Turner, R. & Ungerleider, L.G. (1995). Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*, 377, 155-8.
- Keller, T.A. & Just, M.A. (2015). Structural and functional neuroplasticity in human learning of spatial routes. *Neuroimage*, 125, 256-66.
- Koechlin, E. & Summerfield, C. (2007). An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends Cogn Sci.*, 6, 229-35.
- Lee, Y., Morrison, B.M., Li, Y., Lengacher, S., Farah, M.H., Hoffman, P.N. & Liu, Y. (2012). Oligodendroglia metabolically support axons and contribute to neurodegeneration. *Nature*, 487, 443–48.
- Lerch, J.P., Yiu, A.P., Martinez-Canabal, A., Pekar, T., Bohbot, V.D., Frankland, P.W., Henkelman, R.M., Josselyn, S.A. & Sled, J.G. (2011). Maze training in mice induces MRI-detectable brain shape changes specific to the type of learning. *Neuroimage*, 54, 2086-95.
- Long, X., Goltz, D., Margulies, D.S., Nierhaus, T. & Villringer, A. (2014). Functional connectivity-based parcellation of the human sensorimotor cortex. *Eur J Neurosci.*, 39, 1332-42.
- Ma, L., Narayana, S., Robin, D.A., Fox, P.T. & Xiong, J. (2011). Changes occur in resting state network of motor system during 4 weeks of motor skill learning. *Neuroimage*, 1, 226-33.
- Mang, C. S., Snow, N.J., Campbell, K.L., Ross, C.J.D. & Boyd, L.A. (2014). A single bout of high-intensity aerobic exercise facilitates response to paired associative stimulation and promotes sequence-specific implicit motor learning. *J Appl Physiol.*, 117, 1325–36.
- Markham, J.A. & Greenough, W.T. (2004). Experience-driven brain plasticity: beyond the synapse. *Neuron Glia Biol.*, 4, 351-63.
- McMorris, T., Hale, B.J., Corbett, J., Robertson, K. & Hodgson, C.I. (2015). Does acute exercise affect the performance of whole-body, psychomotor skills in an inverted-U fashion? A meta-analytic investigation. *Physiol Behav.*, 141, 180–89.
- McNamara, A., Tegenthoff, M., Dinse, H., Büchel, C., Binkofski, F. & Ragert, P. (2007). Increased functional connectivity is crucial for learning novel muscle synergies. *Neuroimage*, 3, 1211-8.
- Meinel, K. & Schnabel, G. (2007). *Bewegungslehre – Sportmotorik*. Aachen: Meyer & Meyer.
- Mogenson, G.J., Jones, D.L. & Yim, C.Y. (1980). From motivation to action: functional interface between the limbic system and the motor system. *Prog Neurobiol.*, 3, 69-97.
- Monfils, M.H., Plautz, E.J. & Kleim, J.A. (2005). In search of the motor engram: motor map plasticity as a mechanism for encoding motor experience. *Neuroscientist*, 11, 471-83.
- Moser, E.I. & Moser, M.B. (2013). Grid cells and neural coding in high-end cortices. *Neuron*, 3, 765-74.
- Müller, H. (2006). Motorisches Lernen. In B. Strauß & M. Tietjens (Hrsg.), *Handbuch Sportpsychologie*. Schorndorf: Hofmann.
- Munzert, J., Lorey, B. & Zentgraf, K. (2009). Cognitive motor processes: the role of motor imagery in the study of motor representations. *Brain Res Rev.*, 2, 306-26.

- Neeper, S. A., Gómez-Pinilla, F., Choi, J., Cotman, C. (1995). Exercise and brain neurotrophins. *Nature*, 373, 109.
- Nitsche, M.A. & Paulus, W. (2000). Excitability changes induced in the human motor cortex by weak transcranial direct current stimulation. *J Physiol.*, 3, 633-9.
- Noppeney, U., Patterson, K., Tyler, L.K., Moss, H. & Stamatakis, E.A. (2007). Temporal lobe lesions and semantic impairment: a comparison of herpes simplex virus encephalitis and semantic dementia. *Brain*, 130, 1138-47.
- Panouilleres, M.T., Miall, R.C. & Jenkinson, N. (2015). The role of the posterior cerebellum in saccadic adaptation: a transcranial direct current stimulation study. *J Neurosci.*, 35, 5471-9.
- Peters, A.J., Chen, S.X. & Komiyama, T. (2014). Emergence of reproducible spatiotemporal activity during motor learning. *Nature*, 510, 263-7.
- Plautz, E.J., Milliken, G.W. & Nudo, R.J. (2000). Effects of repetitive motor training on movement representations in adult squirrel monkeys: role of use versus learning. *Neurobiol Learn Mem.*, 74, 27-55.
- Quallo, M.M., Price, C.J., Ueno, K., Asamizuya, T., Cheng, K., Lemon, R.N. & Iriki, A. (2009). Gray and white matter changes associated with tool-use learning in macaque monkeys. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 43, 18379-84.
- Reed, A., Riley, J., Carraway, R., Carrasco, A., Perez, C., Jakkamsetti, V. & Kilgard, M.P. (2011). Cortical map plasticity improves learning but is not necessary for improved performance. *Neuron*, 70, 121-31.
- Reis, J., Schambra, H.M., Cohen, L.G., Buch, E.R., Fritsch, B., Zarahn, E., Celnik, P.A. & Krakauer, J.W. (2009). Noninvasive cortical stimulation enhances motor skill acquisition over multiple days through an effect on consolidation. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 5, 1590-5.
- Rinholm, J. E., Hamilton, N.B., Kessaris, N., Richardson, W.D., Bergersen, L.H. & Attwell, D. (2011). Regulation of oligodendrocyte development and myelination by glucose and lactate." *J Neurosci.*, 31, 538-48.
- Roig, M., Nordbrandt, S., Geertsen, S.S. & Nielsen, J.B. (2013). The effects of cardiovascular exercise on human memory: a review with meta-analysis. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 37, 1645-66.
- Roig, M., Skriver, K., Lundbye-Jensen, J., Kiens, B. & Nielsen, J.B. (2012). A single bout of exercise improves motor memory. *PLoS ONE*, 7, e44594.
- Rojas Vega, S., Struder, H.K., Vera Wahrmann, B., Schmidt, A., Bloch, W., Hollmann, W. (2006). Acute BDNF and cortisol response to low intensity exercise and following ramp incremental exercise to exhaustion in humans. *Brain Res.*, 1121, 59-65.
- Roth, K. & Willimczik, K. (1999). *Bewegungswissenschaft*. Rowohlt-Taschenbuch-Verlag.
- Sagi, Y., Tavor, I., Hofstetter, S., Tzur-Moryosef, S., Blumenfeld-Katzir, T. & Assaf, Y. (2012). Learning in the fast lane: new insights into neuroplasticity. *Neuron*, 73, 1195-203.

- Salmond, C.H., de Haan, M., Friston, K.J., Gadian, D.G. & Vargha-Khadem, F. (2003). Investigating individual differences in brain abnormalities in autism. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 358, 405-13.
- Sanes, J.N. & Donoghue, J.P. (2000). Plasticity and primary motor cortex. *Annu Rev Neurosci*, 23, 393-415.
- Schiffer, T., Schulte, S., Sperlich, B., Achtzehn, S., Fricke, H. & Strüder, H.K. (2011). Lactate infusion at rest increases BDNF blood concentration in humans. *Neurosci Lett.*, 488, 234–37.
- Schlaffke, L., Lissek, S., Lenz, M., Brüne, M., Juckel, G., Hinrichs, T., Platen, P., Tegenthoff, M. & Schmidt-Wilcke, T. (2014). Sports and brain morphology - a voxel-based morphometry study with endurance athletes and martial artists. *Neuroscience*, 259, 35–42.
- Schmidt, R.A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. *Psychological Review*, 82, 225-260.
- Schnabel, G., Harre, H.D. & Krug, J. (2008). *Trainingslehre – Trainingswissenschaft*. Meyer & Meyer: Aachen.
- Scholz, J., Klein, M.C., Behrens, T.E. & Johansen-Berg, H. (2009). Training induces changes in white-matter architecture. *Nat Neurosci.*, 11, 1370-1.
- Scholz, J., Niibori, Y., Frankland, P.W. & Lerch, J. (2015). Rotarod training in mice is associated with changes in brain structure observable with multimodal MRI. *Neuroimage*, 107, 182-9.
- Sehm, B. & Ragert, P. (2013). Why non-invasive brain stimulation should not be used in military and security services. *Front Hum Neurosci.*, 7, 553.
- Sehm, B., Schäfer, A., Kipping, J., Margulies, D., Conde, V., Taubert, M., Villringer, A. & Ragert, P. (2012). Dynamic modulation of intrinsic functional connectivity by transcranial direct current stimulation. *J Neurophysiol.*, 12, 3253-63.
- Serrien, D.J., Ivry, R.B. & Swinnen, S.P. (2006). Dynamics of hemispheric specialization and integration in the context of motor control. *Nat Rev Neurosci.*, 7, 160-6.
- Shah, B., Nguyen, T.T. & Madhavan, S. (2013). Polarity independent effects of cerebellar tDCS on short term ankle visuomotor learning. *Brain Stimul.*, 6, 966-968.
- Shea, C.H. & Wulf, G. (2005). Schema theory: a critical appraisal and reevaluation. *J Mot Behav.*, 2, 85-101.
- Sherwood, D.E. & Lee, T.D. (2003). Schema theory: critical review and implications for the role of cognition in a new theory of motor learning. *Res Q Exerc Sport.*, 4, 376-82.
- Singh, A. M., Neva, J.L. & Staines, W.R. (2014). Acute exercise enhances the response to paired associative stimulation-induced plasticity in the primary motor cortex. *Exp Brain Res.*, 232, 3675–85.
- Skriver, K., Roig, M., Lundbye-Jensen, J., Pingel, J., Helge, J.W., Kiens, B. & Nielsen, J.B. (2014). Acute exercise improves motor memory: Exploring potential biomarkers. *Neurobiol Learn Mem.*, 116, 46–58.
- Statton, M.A., Encarnacion, M., Celnik, P. & Bastian, A.J. (2015). A Single Bout of Moderate Aerobic Exercise Improves Motor Skill Acquisition. *PLoS One*, 10, e0141393.

- Taube, W., Mouthon, M., Leukel, C., Hoogewoud, H.M., Annoni, J.M. & Keller, M. (2015). Brain activity during observation and motor imagery of different balance tasks: an fMRI study. *Cortex*, 64, 102-14.
- Taube, W., Schubert, M., Gruber, M., Beck, S., Faist, M. & Gollhofer, A. (2006). Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance. *J Appl Physiol* (1985), 2, 420-9.
- Taubert, M. & Krug, J. (2015b). Intensivierung motorischer Lernprozesse in den technisch-akrobatischen Sportarten durch neuromodulatorische Voraktivierungen: Labor- und Feldstudie. In Bundesinstitut für Sportwissenschaft (Hrsg.), *BISp-Jahrbuch Forschungsförderung 2013/14* (S. 87-94). Köln: Sportverlag Strauß.
- Taubert, M., Draganski, B., Anwender, A., Muller, K., Horstmann, A., Villringer, A. & Ragert, P. (2010). Dynamic properties of human brain structure: learning-related changes in cortical areas and associated fiber connections. *J Neurosci.*, 30, 11670-7.
- Taubert, M., Lohmann, G., Margulies, D.S., Villringer, A. & Ragert, P. (2011). Long-term effects of motor training on resting-state networks and underlying brain structure. *Neuroimage*, 4, 1492-8.
- Taubert, M., Mehnert, J., Pleger, B. & Villringer (under review). Rapid and Specific Grey Matter Changes Induced by Balance Training.
- Taubert, M., Villringer, A. & Lehmann, N. (2015a). Endurance Exercise as an “Endogenous” Neuro-Enhancement Strategy to Facilitate Motor Learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 692. doi: 10.3389/fnhum.2015.00692.
- Taubert, M., Villringer, A. & Ragert, P. (2012). Learning-related Gray and White Matter Changes in Humans: an Update. *Neuroscientist*, 4, 320-325.
- Taubert, M., Wenzel, U., Draganski, B., Kiebel, S.J., Ragert, P., Krug, J. & Villringer, A. (2015c). Investigating Neuroanatomical Features in Top Athletes at the Single Subject Level. *PLoS One*, 10, e0129508.
- Teipel, D. (1995). Studien zur Gleichgewichtsfähigkeit im Sport. BISp: Köln.
- Tennant, K.A., Adkins, D.L., Scalco, M.D., Donlan, N.A., Asay, A.L., Thomas, N., Kleim, J.A. & Jones, T.A. (2012). Skill learning induced plasticity of motor cortical representations is time and age-dependent. *Neurobiol Learn Mem*, 98, 291-302.
- Thomas, C. & Baker, C.I. (2013). Teaching an adult brain new tricks: a critical review of evidence for training-dependent structural plasticity in humans. *Neuroimage*, 73, 225-36.
- van Praag, H., Kempermann, G. & Gage, F.H. (1999). Running increases cell proliferation and neurogenesis in the adult mouse dentate gyrus. *Nat Neurosci.*, 3, 266-70.
- Vaynman, S., Ying, Z., Gomez-Pinilla, F. (2004). Hippocampal BDNF mediates the efficacy of exercise on synaptic plasticity and cognition. *Eur J Neurosci.*, 20, 2580-90.
- Voelcker-Rehage, C. & Niemann, C. (2013). Structural and functional brain changes related to different types of physical activity across the life span. *Neurosci Biobehav Rev.*, 9, 2268-95.
- Voss, M.W., Vivar, C., Kramer, A.F. & van Praag, H. (2013). Bridging animal and human models of exercise-induced brain plasticity. *Trends Cogn Sci.*, 17, 525-44.

- Walsh, V. (2014). Is sport the brain's biggest challenge? *Curr Biol.*, 18, 859-60.
- Wang, B., Fan, Y., Lu, M., Li, S. & Song, Z. (2013). Brain anatomical networks in world class gymnasts: a DTI tractography study. *Neuroimage*, 65, 476-487.
- Wei, G., Zhang, Y., Jiang, T. & Luo, J. (2011). Increased cortical thickness in sports experts: a comparison of diving players with the controls. *PLoS One*, 6, e17112.
- Weiskopf, N., Mohammadi, S., Lutti, A. & Callaghan, M.F. (2015). Advances in MRI-based computational neuroanatomy: from morphometry to in-vivo histology. *Curr Opin Neurol.*, 4, 313-22.
- Wenzel, U., Taubert, M., Ragert, P., Krug, J. & Villringer, A. (2014). Functional and Structural Correlates of Motor Speed in the Cerebellar Anterior Lobe. *PLoS One*, 9, e96871.
- Withing, H.T.A. (1984). *Human Motor Actions – Bernstein Reassessed*. Amsterdam: North-Holland.
- Wulf, G. & Shea, C.H. (2002). Principles derived from the study of simple skills do not generalize to complex skill learning. *Psychon Bull Rev.*, 2, 185-211.
- Xu, T., Yu, X., Perlik, A.J., Tobin, W.F., Zweig, J.A., Tennant, K., Jones, T. & Zuo, Y. (2009). Rapid formation and selective stabilization of synapses for enduring motor memories. *Nature*, 7275, 915-9.
- Yang, G., Pan, F. & Gan, W.B. (2009). Stably maintained dendritic spines are associated with lifelong memories. *Nature*, 462, 920-924.
- Yang, J., Ruchti, E., Petit, J.M., Jourdain, P., Grenningloh, G., Allaman, I. & Magistretti P.J. (2014). Lactate promotes plasticity gene expression by potentiating NMDA signaling in neurons. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111, 12228–33.
- Yarrow, K., Brown, P. & Krakauer, J.W. (2009). Inside the brain of an elite athlete: the neural processes that support high achievement in sports. *Nature Reviews Neuroscience*, 10, 692-706.
- Zatorre, R.J., Fields, R.D. & Johansen-Berg, H. (2012). Plasticity in gray and white: neuroimaging changes in brain structure during learning. *Nat Neurosci.*, 15, 528-36.
- Zimmer, P., Oberste, M. & Bloch, W. (2015). Influence of exercise on the central nervous system – molecular and cellular mechanisms. *Deutsche Zeitschrift für Sportmedizin*.

Anhang

- 1.) Eigene wissenschaftliche Veröffentlichungen
- 2.) Erklärung
- 3.) Lebenslauf

1. Eigene wissenschaftliche Veröffentlichungen

Die vorliegende kumulative Habilitationsschrift basiert auf den nachfolgend aufgelisteten Artikeln:

Taubert, M., Mehnert, J., Pleger, B. & Villringer (under review). Rapid and Specific Grey Matter Changes Induced by Balance Training.

Taubert, M., Villringer, A. & Lehmann, N. (2015). Endurance Exercise as an “Endogenous” Neuro-Enhancement Strategy to Facilitate Motor Learning. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 692. doi: 10.3389/fnhum.2015.00692.

Taubert, M., Wenzel, U., Draganski, B., Kiebel, S.J., Ragert, P., Krug, J. & Villringer, A. (2015). Investigating Neuroanatomical Features in Top Athletes at the Single Subject Level. *PLoS One*, 10, e0129508.

Wenzel, U., Taubert, M., Ragert, P., Krug, J. & Villringer, A. (2014). Functional and Structural Correlates of Motor Speed in the Cerebellar Anterior Lobe. *PLoS One*, 9, e96871.

Taubert, M. & Krug, J. (2015). Intensivierung motorischer Lernprozesse in den technisch-akrobatischen Sportarten durch neuromodulatorische Voraktivierungen: Labor- und Feldstudie. In Bundesinstitut für Sportwissenschaft (Hrsg.), *BISp-Jahrbuch Forschungsförderung 2013/14* (S. 87-94). Köln: Sportverlag Strauß.

Taubert, M., Villringer, A. & Ragert, P. (2012). Learning-related Gray and White Matter Changes in Humans: an Update. *Neuroscientist*, 4, 320-325.

2. Erklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt sowie die wörtlich oder inhaltlich übernommene Literatur als solche gekennzeichnet habe.



Leipzig, den 10.02.2016

3. Lebenslauf

Name	Dr. phil. Marco Taubert
Geburtsdatum/-ort	30.03.1984 in Zwenkau
Staatsangehörigkeit	Deutsch
Dienstadresse	Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften Stephanstrasse 1a 04103 Leipzig Tel.: +49 341 9940/2216 Fax: +49 341 9940/2221 Mail: taubert@cbs.mpg.de



Studium

10 / 2003 - 04 / 2008	Studium der Sportwissenschaft an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Schwerpunkt „Prävention, Rehabilitation und Therapie“, Abschluss: Diplom-Sportlehrer
-----------------------	---

Wissenschaftlicher Werdegang

05 / 2008 - 01 / 2012	Doktorand am Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften in Leipzig (Abteilung Neurologie)
02 / 2012	Promotion, Sportwissenschaftliche Fakultät, Universität Leipzig Titel „Plastizität im Sensomotorischen System“
02 / 2012 - 12 / 2012	Post-doc, Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften in Leipzig
01 / 2013 - 12 / 2013	Post-doc, Sonderforschungsbereich 1052 „Mechanismen der Adipositas“, Universität Leipzig
01 / 2014 - 12 / 2015	Post-doc, Max-Planck-Institut für Kognitions- und Neurowissenschaften in Leipzig
seit 01 / 2016	Post-doc, Laboratoire de recherche en neuroimagerie, Universität Lausanne

Leipzig, den 10.02.2016